Д. Дьюсбери

ПОВЕДЕНИЕ ЖИВОТНЫХ

Сравнительные аспекты

ПОВЕДЕНИЕ ЖИВОТНЫХ

Д. Дьюсбери




ИЗДАТЕЛЬСТВО
·МИР·

COMPARATIVE ANIMAL BEHAVIOR

Donald A. Dewsbury

Professor of Psychology
University of Florida

McGraw-Hill Book Company
New York St. Louis San Francisco
Auckland Bogota Düsseldorf
Johannesburg London Madrid Mexico
Montreal New Delhi Panama Paris
São Paulo Singapore Sydney
Tokyo Toronto

Д. Дьюсбери

ПОВЕДЕНИЕ ЖИВОТНЫХ

Сравнительные аспекты

Перевод с английского
канд. биол. наук
И. И. Полетаевой

Издательство «Мир»
Москва 1981

ББК 28.681
Д92
УДК 591.51

Дьюсбери Д.

Д92 Поведение животных: Сравнительные аспекты. Пер. с англ./Перевод Полетаевой И. И. — М.: Мир, 1981. — 480 с. с ил.

Современная фундаментальная сводка ученого из США, в которой рассматриваются в сравнительном аспекте практически все стороны индивидуального поведения животных и его эволюции. В монографии рассмотрены история вопроса, генетика и эволюция поведения, взаимодействие генотипа и среды в развитии поведения, физиологические механизмы, лежащие в его основе, адаптивная роль поведения, проблемы научения. Книга отличается краткостью, простотой и доступностью изложения.

Предназначена для биологов различных специальностей, для математиков, физиков и инженеров, занимающихся проблемами бионики и кибернетики, а также для всех тех, кто интересуется жизнью животных.

Д $\frac{21008-104}{041(01)-81}$ 104—81, ч. 1, 2005000000 ББК 28.681

Редакция литературы по биологии

Дональд Дьюсбери

ПОВЕДЕНИЕ ЖИВОТНЫХ: СРАВНИТЕЛЬНЫЕ АСПЕКТЫ

ИБ № 2195

Ст. научный редактор Ю. И. Лашкевич. Мл. редактор З. Е. Кожанова.
Художник В. Н. Конюхов. Художественный редактор Б. Н. Юдкин.
Технический редактор Л. П. Ермакова. Корректор В. И. Постнова

Сдано в набор 21.11.80. Подписано к печати 30.01.81. Формат 60×90¹/₁₆.
Бумага типографская № 2. Гарнитура литературная. Печать высокая.
Объем 15 бум. л. Усл. печ. л. 30. Уч.-изд. л. 35,14. Изд. № 4/0974.
Тираж 20 000 экз. Зак. 1058. Цена 2 р. 80 к.

ИЗДАТЕЛЬСТВО «МИР».
Москва, 1-й Рижский пер., 2.

Московская типография № 11 Союзполиграфпрома при Государственном комитете СССР
по делам издательств, полиграфии и книжной торговли.
Москва, 113105, Нагатинская ул., 1.

ОТ ПЕРЕВОДЧИКА

«Очень немногие теории так революционизировали и интегрировали какую-либо область науки, как теория эволюции — науку о жизни», — эти слова автора настоящей книги достаточно знаменательны, поскольку они принадлежат исследователю поведения животных. Несмотря на очевидную важность естественноисторического подхода к проблемам поведения и несмотря на значительное число сравнительно-физиологических исследований поведения, эволюционный подход начал проникать в эту область биологии только в последние десятилетия и широкого признания пока еще не получил. Тем не менее становится все более очевидным, что для полного понимания поведения животных нам необходимо привлекать и эволюционные представления, а также данные зоологии, нейрофизиологии, генетики, экологии. Логично и последовательно изложить столь разносторонний материал — задача чрезвычайно трудная. Среди значительного числа монографий по поведению животных, изданных у нас в стране и за рубежом, книга Д. Дьюсбери выделяется широким общебиологическим подходом к проблемам поведения, простотой, четкостью и насыщенностью фактическими данными. Нет нужды доказывать, насколько велика потребность в таком издании.

Сложность исследования поведения животных связана с тем, что при внешней простоте самой процедуры наблюдения значимость результатов определяется множеством факторов, учесть которые исследователю очень трудно. И хотя, как справедливо считают этологи, основой здесь всегда должно быть наблюдение и описание, наблюдателю необходимо обладать не только развитым естественнонаучным мышлением, но и конкретным багажом знаний в этой области. В этом отношении настоящая книга может оказаться весьма полезной начинающему исследователю. Она написана просто и четко, причем множество приводимых автором примеров не заслоняет основной линии изложения. Этой логике подчинены и встречающиеся в книге повторения, и большой арсенал примеров конкретных исследований, состав которых заметно обновлен и расширен по сравнению с обобщающими монографиями прошлых лет.

Как эксперименты самого Д. Дьюсбери, так и положения, которые он излагает в книге, убедительно показывают, что сейчас уже нет оснований для противопоставления этологии, сравнительной психологии и эпигенетических взглядов — трудность заключается, как правило, в корректной постановке задачи. В настоящее время происходит синтез этих направлений в единую дисциплину, начало которого мы находим в представлениях, развиваемых

Р. Хайндом в его превосходной монографии (Хайнд Р. Поведение животных. — М.: Мир, 1975).

Значительное место в ряду научных направлений, объединяемых наукой о поведении, принадлежит генетике поведения и идеям, касающимся роли поведения в микроэволюционном процессе. К сожалению, эти вопросы пока мало освещены в отечественной литературе[1]. Предлагаемая книга, не восполняя этот пробел полностью, поможет читателю ориентироваться в этом новом направлении работ.

Не остались без внимания и проблемы наиболее новой области — так называемой социобиологии, весьма сложного и сильно математизированного раздела современной общей биологии. Не усложняя изложения, Д. Дьюсбери дает краткий очерк основных положений социобиологии, знакомит с принципиальными особенностями этого направления.

Внимание читателей, несомненно, привлечет и обширный список литературы. Он лишний раз подтверждает, что все излагаемые в книге положения имеют прочную эмпирическую основу. Однако важнее всего то, что приводимая библиография крайне полезна и даже необходима для углубленного знакомства с вопросами, которые могут оказаться предметом особого интереса читателя.

Помимо общебиологического интереса, который представляет многоплановое комплексное изучение поведения животных, оно необходимо и для более полного познания человеком самого себя — как в отношении биологических корней ряда психических явлений и особенностей протекания нейрофизиологических процессов, так и для научно обоснованного подхода к выявлению врожденного и приобретенного в поведении — к знаменитой проблеме «природных задатков и влияния воспитания».

Из практических аспектов этой науки можно упомянуть два, значение которых исключительно велико. Это, во-первых, проблема антропогенного влияния на природные комплексы — биоценозы, и в частности вопросы поведенческой адаптации диких животных; во-вторых, многоплановый комплекс проблем изменения поведения в процессе доместикации и выведения новых пород животных. Очевидно, что такие задачи, еще мало привлекающие внимание специалистов по поведению (хотя последние и не оспаривают их большой важности), можно решать только во всеоружии современных знаний.

Трудную задачу систематизации и объединения множества составных частей науки о поведении Д. Дьюсбери выполнил с успехом, и книга, вне всякого сомнения, станет незаменимым руководством в этой области.

И. Полетаева

---

[1] См., например, книгу «Физиологическая генетика». Под ред. С. Инге-Вентомова, М. Лобашова. (Л.: Медицина, 1976.)

ПРЕДИСЛОВИЕ

Эта книга предназначена для студентов, впервые приступающих к изучению сравнительной психологии и поведения животных. Автор ее занимается сравнительной психологией, чем и определяется акцент на этой дисциплине. Однако поведение животных — поистине междисциплинарная область науки, и любое современное ее изложение должно быть неким синтезом материала из разных, но связанных между собой дисциплин. Поэтому в книге в значительной степени используются данные, полученные в родственных областях науки. Автор надеется, что его книга поможет пробудить интерес к этим областям знания.

По сравнению с другими книгами, охватывающими подобный материал, книга невелика по объему. Это не случайно: моей целью было создать сравнительно небольшую книгу, которая послужила бы основным стержнем для курса лекций по поведению животных, оставляя преподавателю возможность использовать дополнительные материалы по своему выбору. Это позволит учащимся в полной мере воспользоваться эрудицией преподавателя в определенных областях и вместе с тем представить себе современное состояние науки о поведении животных в несколько более широкой перспективе.

В основу книги положен подход, который так четко обрисовал Нико Тинберген. Первая задача исследователя — наблюдение над поведением животных и его описание. Однако наблюдение и описание не самоцель: они скорее создают некую основу для того, чтобы поставить четыре категории вопросов — вопросы о развитии, механизмах, эволюционной истории и адаптивной функции поведения. Первая часть книги содержит вводный материал. В трех главах, составляющих вторую часть, описывается само поведение; цель этих глав — ознакомить учащегося с широким кругом форм поведения, многие из которых будут подвергнуты дальнейшему анализу в последующих разделах книги. В третьей, четвертой, пятой и шестой частях рассматриваются четыре категории вопросов, подлежащих выяснению, — вопросы относительно развития, механизмов, эволюционной истории и приспособительного значения поведения. Седьмая, заключительная часть, посвященная научению, построена аналогично первым шести частям, взятым вместе: в ней дано описание процессов научения и рассмотрены опять-таки их развитие, механизмы, эволюция и приспособительная роль.

Мне выпало счастье повстречать на своем пути многих преподавателей и коллег, оказавших влияние на мой подход к изучению поведения животных. Не имея возможности перечислить их здесь поименно, я хочу выразить всем им свою признательность. Рукопись перепечатывали Хуанита Браун, Донна Джиллис и Марта Хеттрик. И наконец, я хочу поблагодарить Джойс, Брайяна и Лауру за терпение, которое они проявили, обнаружив, что все слышанное ими относительно трудностей, возникающих в семье при появлении в ней начинающего автора, — истинная правда.

Дональд А. Дьюсбери

Часть первая

ВВОДНЫЕ СВЕДЕНИЯ

Эта часть содержит общие сведения об изучении поведения животных и о некоторых основных концепциях данной области науки. Здесь будут рассмотрены применяемые методы, вопросы, которые ставят исследователи, ряд исторических моментов и те различные дисциплины, из которых слагается современная наука о поведении животных. В заключение дается сжатый обзор царства животных, их классификации и основных законов эволюции.

Глава 1

ИЗУЧЕНИЕ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ

Современная наука о поведении животных — результат совместных усилий большого числа ученых, работающих в разных областях науки, каждая из которых стремится ответить на тот или иной комплекс вопросов, касающихся поведения животных. Различия в подготовке исследователей, в тех вопросах, которые они выдвигают на первый план, и в используемых методах обусловливают большое разнообразие подходов. Единство здесь определяется всеобщим стремлением к доскональному пониманию поведения животных, а также терпимостью при рассмотрении вопросов, менее близких данному ученому, и методов, отличных от его собственных, при условии что исследования проводятся разумно и квалифицированно. Эту главу мы начнем с рассмотрения вопросов, возникающих при изучении поведения животных, и с краткого очерка ранней истории этой области науки.

ЦЕЛИ И ЗАДАЧИ

Известный европейский этолог Нико Тинберген создал полезную, получившую широкое признание схему, на основе которой можно строить анализ поведения животных. Он указывает (Tinbergen, 1963a), что первая задача здесь состоит в наблюдении и

описании. После того как поведение должным образом описано, исследователь может перейти к четырем категориям вопросов — к вопросам о непосредственных причинах, вызывающих то или иное поведение, о его развитии, эволюционной истории и функциях. Любой действительно полный анализ поведения должен дать ответы на все эти вопросы.

Наблюдение и описание

Наблюдение и описание составляют тот фундамент, на котором строится анализ поведения. Нетерпеливый исследователь легко может поддаться соблазну — искать ответы на сложные вопросы о поведении, не имея для этого достаточной основы в наблюдениях и описании. Лоренц (Lorenz, 1973) назвал это «модной ошибкой, при которой пытаются обойтись без описания». Между тем время, затраченное на то, чтобы просто наблюдать и описывать (занятие подчас довольно скучное), может окупиться сторицей при исследовании сложных вопросов. Лишь в том случае, когда имеется ясное представление о всем поведенческом репертуаре изучаемого вида, удается понять формы поведения, нередко проявляющиеся совершенно неожиданно. Здесь уместно привести один пример. Бреланд и Бреланд (Breland, Breland, 1961) сообщили о попытке обучить енотов опускать монеты в копилку. Они использовали при этом метод оперантного обучения, и на первых порах никаких затруднений не возникало. Однако, по мере того как еноты научались опускать монеты, у них начали появляться неожиданные добавочные действия: они стали тереть монеты одну о другую и «макать» их в сосуд. Если бы Бреландам не были известны особенности поведения енотов в природе, они не смогли бы понять эти странные действия. Но, будучи хорошими специалистами, они сразу распознали в этом «полосканье» — характерный для енотов стереотип поведения при сборе и поедании пищи, например при удалении панциря с пойманных раков. Такой стереотип сильно затруднил обучение енотов, однако его удалось распознать благодаря основательному знанию поведения этих животных.

Наблюдение за поведением и его описание — задача более трудная, чем это может показаться. Как только исследователь начинает наблюдать и описывать поведение, он не может избежать известной доли абстракции и субъективности. Это связано с недостатком времени и внимания. Время наблюдателя ограничено, он не может следить за животным по 24 часа в сутки на протяжении года. Выбирая время для своих наблюдений, он может упустить важные особенности поведения животного. Кроме того, он не в состоянии следить одновременно за всеми аспектами поведения. Ему приходится решать, за какими сторонами поведения нужно наблюдать и что следует регистрировать. При составлении словесных описаний наблюдатель невольно приспосаблива-

ется к привычным языковым оборотам. Что касается проблем внимания, то многие из них можно свести к минимуму, применяя такие объективные регистрирующие устройства, как кино- и телекамеры. Однако трудности, связанные со временем, при этом не снимаются, так как наблюдатель должен решать, когда эти камеры следует включать и выключать. Прилежный исследователь поведения животных в своих описаниях всегда должен стремиться к максимальной объективности и широте.

Следует различать два типа классификации форм поведения — *по характеру совершаемых двигательных актов* и *по достигаемым результатам.* В первом случае делается попытка описать фактически совершаемые животным мышечные движения, уделяя лишь минимальное внимание влиянию их на окружающую среду. Можно было бы описать, например, «виляние хвостом» или «коленный рефлекс». При классификации второго типа наблюдатель отмечает воздействие поведения на среду. При этом можно пользоваться такими категориями, как «сбор материала для постройки гнезда» или «нажатие на рычаг». В таких случаях указываются результаты воздействия, оказываемого данным поведением на среду, а не последовательность движений. И тот и другой тип описания имеет свои преимущества (см. Hinde, 1970). Описывая движения, совершаемые животным, наблюдатель почти не отходит от реального поведения — он сводит к минимуму собственную интерпретацию. При описании же поведения по его результатам на первый план выступают важные последствия этого поведения и его направленность. Нередко данный результат может быть достигнут множеством различных двигательных актов. Если уделять внимание только определенным движениям, это во многих случаях приведет к игнорированию очевидной целенаправленности поведения. На практике эти два типа описания связаны непрерывной цепью переходов, но и крайние типы могут быть полезны при соответствующих обстоятельствах.

Четыре категории вопросов, подлежащих выяснению

Имея прочную основу в виде описания, исследователь может перейти к постановке четырех групп вопросов относительно поведения.

Непосредственные причины. Пытаясь выяснить непосредственные причины того или иного поведения, мы изучаем факторы, влияющие на поведение в течение сравнительно короткого периода времени в жизни отдельной особи. В регуляции поведения проявляется влияние разнообразных стимулов, непредвиденных внешних событий, сенсорных и перцептивных процессов, а также различных физиологических механизмов. Нередко нас интересуют механизмы, при помощи которых внутренние и внешние события

влияют на поведение. Для выяснения непосредственных причин поведения можно прибегать к физиологическим методам; так, например, специалист по физиологической психологии изменяет содержание гормонов в организме или же удаляет определенный участок головного мозга. Подобные вопросы можно изучать и без таких вмешательств — например, воздействуя на животное различными стимулами или же применяя разнообразные программы подкрепления.

Развитие. При изучении развития поведения исследователю приходится охватывать более длительный период в жизни животного. Особенности поведения организмов изменяются на протяжении их жизни. У многих видов поведение только что вылупившейся или новорожденной особи носит совершенно зачаточный характер. В течение всей жизни животного его поведение изменяется под влиянием множества различных факторов. Онтогенез поведения — это результат совместного действия генов и среды, приводящего к развитию жизнеспособного организма. Анализ роли генетических и внешних факторов в онтогенезе поведения — весьма важный аспект исследования. Поведение в пренатальный период сложнее, чем это иногда думают, и события, воздействующие на организм до его рождения, могут оказывать глубокое влияние на более поздние стадии жизни. Многие формы поведения постепенно разрушаются по мере старения организма. Изучение развития поведения охватывает весь жизненный путь особи — от зачатия до смерти.

Эволюция. Если изучение развития поведения и его механизмов ограничено продолжительностью жизни отдельного организма, то вопросы эволюции выходят за пределы жизни отдельных особей и связаны с более длительными периодами времени. Они касаются изменений поведения под действием естественного отбора как внутри отдельных видов, так и в процессе образования новых видов. Многие исследователи изучали пути изменения поведения в ходе эволюции видов и механизмы действия отбора в процессе выработки таких изменений.

Функция. Вопросы функции касаются роли поведения в процессе приспособления данного организма к среде. Под действием сил естественного отбора организмы, видимо, формируются таким образом, что могут превосходно функционировать в той среде, к которой они приспособились. Именно выяснение этой зависимости между поведением данного организма и его приспособленностью к определенной среде и составляет сущность изучения функции. Есть несколько поразительных примеров тесной связи между специфическими формами поведения и особыми экологическими факторами в той или иной своеобразной среде. Сюда относятся миграции птиц, биология питания у форм с очень узкой специализацией в отношении пищи и взаимопомощь между представителями разных видов.

Важно помнить следующее: рассматривая адаптивную роль поведения, мы не предполагаем, что данный организм понимает значение своего поведения для выживания и размножения. Допустив наличие у организма такого рода осознанной цели, мы впали бы в телеологию. Исследователи поведения животных предпочитают рассматривать это поведение как результат действия сил естественного отбора, создавших в прошлом такой генотип, который в соответствующих условиях среды приводит к развитию организма, действующего определенным образом при определенных обстоятельствах. Поразительная «целенаправленность» поведения нередко бывает, видимо, обусловлена не тем, что животное понимает, как ему следует вести себя в данной ситуации, а тем, что в процессе эволюции сформировался организм, не умеющий вести себя в этой ситуации иным образом. Анализ адаптивной роли поведения получил название «телеономии».

Рассмотренные нами четыре категории вопросов можно объединить в две группы по два в каждой. Так, Уилсон (Wilson, 1975) объединяет вопросы механизмов и развития поведения под рубрикой «непосредственные причины», а вопросы эволюции и функции — как относящиеся к «конечным причинам». Элкок (Alcock, 1975) называет первые вопросами «как?», а вторые — вопросами «почему?».

Во многих случаях все эти вопросы перекрываются и вступают во взаимодействие. Тем не менее важно всякий раз четко указывать, какого рода вопрос ставит перед собой исследователь. Нередко ученых упрекали за применение метода, неадекватного тому вопросу, который интересует данного критика, хотя использованный метод вполне пригоден для выяснения вопросов, интересующих самого исследователя. Однако ученого, дающего вполне удовлетворительный физиологический анализ какой-либо формы поведения (т. е. анализ его непосредственных причин), не следует критиковать за то, что ему не удалось объяснить ее приспособительное значение. Подобных разногласий можно избежать, если ясно понимать и четко формулировать цели и методы исследования.

Пример: изучение сна. Различия между четырьмя рассмотренными вопросами лучше всего разъяснить на конкретном примере. Предположим, что мы изучаем сон. Нам нужно будет начать с тщательного наблюдения и описания особенностей сна у данного вида животных, а затем можно перейти к выяснению всех четырех вопросов. Сначала мы можем поставить вопрос о непосредственных причинах, вызывающих сон. При изучении таких причин можно было бы рассмотреть внешние и внутренние факторы, влияющие на сон, — попытаться выяснить роль биологических часов, гормонов, определенных структур головного мозга, лекарственных препаратов, недосыпания и даже скучных лекций в регуляции наступления сна и его протекания.

Исследуя сон в связи с индивидуальным развитием, можно было бы изучать изменения в характере сна на разных этапах онтогенеза, начиная с пренатального периода и кончая старостью. Возможен анализ роли генетических факторов (на материале различных видов и линий одного вида) и внешних условий в формировании стабильных особенностей сна.

Мы можем также изучать сон с точки зрения его конечных причин, т. е. заняться его эволюционной историей. Все ли организмы впадают в сон? А если не все, то на какой стадии эволюции появился сон и как изменялся он в ходе эволюции крупных таксонов и в пределах более мелких групп организмов? Эллисон и Ван-Туайвер (Allison, Van Twyver, 1970) полагают, что у птиц и у млекопитающих сон возник независимо и что парадоксальный сон (см. стр. 71) появился у млекопитающих после предполагаемого ответвления плацентарных форм от неплацентарных.

Наконец, можно изучать приспособительное значение сна. Какова его роль в выживании и размножении организмов? Имеет ли сон существенное значение для восстановления каких-то ресурсов организма, истощающихся в период бодрствования? Не состоит ли главная функция сна в том, чтобы обеспечить пассивность организма и его нахождение в безопасном месте в то время суток, когда ему угрожают резкие колебания внешних условий (например, температуры) или потенциальные хищники? Возможно, что снижение интенсивности обмена во время сна позволяет сэкономить энергию и тем самым продлить жизнь. Пытаясь выяснить функции сна, мы не предполагаем, что животному понятны эти факторы. Мы просто рассматриваем возможность того, что необходимость сохранять энергию и избегать хищников могла быть одним из факторов естественного отбора, и в результате возникли организмы, которые спят определенным образом и в определенное время.

Для того чтобы полностью понять явление сна, необходимо провести тщательное наблюдение и описание, а также ответить на вопросы всех четырех категорий.

РАННЯЯ ИСТОРИЯ ПРОБЛЕМЫ

Человек проявлял интерес к поведению животных еще на самых ранних этапах своей истории. Уже первые охотники, без сомнения, внимательно изучали поведение своей добычи, о чем свидетельствуют многочисленные рисунки на стенах пещер.

Изучение поведения животных до Дарвина

В додарвиновский период внимание было сосредоточено на философских и естественноисторических проблемах. Главная философская проблема состояла в выяснении отношений между чело-

веком, другими видами и остальной Вселенной. Если исходить из того, что человеческие существа не имеют ничего общего со всеми другими видами, то сравнительная психология теряет всякий смысл. Изучение поведения животных могло бы быть интересным и важным само по себе, однако получаемые результаты нельзя было бы использовать для понимания поведения человека. Если же рассматривать человека как часть природы, то данные о животных могут существенно помочь в понимании наших собственных особенностей. Различия в этих двух подходах ярко выявляются в следующих двух цитатах:

«Животные в отличие от человека обладают только инстинктами. Инстинкты животных действуют, по-видимому, по тому же принципу, что и физические силы: всегда побеждает более сильный инстинкт, ибо животные совершенно лишены той свободы воли, которая присуща человеку». (Sheen, 1949, p. 98.)

«...Если лишить человека центрального положения в сравнительном изучении поведения, то в конечном счете это может оказаться наилучшим путем к более полному пониманию его места в природе и тех черт поведения, которые он разделяет с другими животными, а также тех особенностей, которые достигли исключительно высокого развития только у него». (Beach, 1950, p. 17.)

Обратите внимание, что во втором случае не предполагается ни отсутствия различий между человеком и животными, ни возможности прямого переноса на человека результатов, полученных при изучении животных. Скорее подразумевается, что у человека и животных есть по крайней мере некоторые общие черты и что наилучший способ понять различия и сходства между всеми видами состоит в одинаково объективном изучении их всех.

Уорден (Warden, 1927), Уотерс (Waters, 1951) и Бич (Beach, 1955) проследили историю зоопсихологии до самых ее истоков. Представление о резкой обособленности человека от животных можно найти еще у философов Древней Греции, по мнению которых было два акта творения: в результате одного из них были созданы разумные существа — человек и боги, а в результате другого — неразумные твари, образующие иную категорию живых существ Считалось, что эти две категории различаются по числу и типу имеющихся у них душ. Подобные взгляды, возникнув у философов стоической школы, поддерживались Альбертом Великим, Фомой Аквинским, Декартом и дошли до наших дней. Аристотель, соглашаясь с тем, что человек отличается от других живых существ природой своих душ, попытался расположить все виды в непрерывный восходящий ряд — scala naturae; в вершине этого ряда находился человек.

Помимо философии крупный вклад в изучение поведения животных в додарвиновскую эпоху внесла естественная история. Грэй (Gray, 1968—1969) сделал обзор данных, полученных некоторыми из ранних натуралистов. Многие изучавшиеся ими проблемы до сих пор представляют научный интерес. Так, например, Гилберт

Уайт (1720—1793) смог различить три вида птиц, очень сходных в морфологическом отношении, по их пению. Фердинанд Пернауэр (1660—1731) изучал территориальность, перелеты, половое поведение и онтогенез пения у птиц. Маунтджой и др. (Mountjoy et al., 1969) отмечают роль соколиной охоты в истории изучения поведения животных.

Дарвин

Вклад Дарвина в изучение поведения животных трудно переоценить. Вероятно, самым главным были формулировка эволюционной теории и ее приложение к человеку в «Происхождении видов» (1859) и «Происхождении человека» (1871). В этих работах было убедительно показано родство между видами (включая человека), которое, как мы видели, служит решающей предпосылкой для создания подлинной сравнительной психологии. Вклад Дарвина, однако, не сводится только к этому (Ghiselin, 1973). Дарвин сам предпринял систематическое сравнительное изучение поведения животных. Его наиболее известный труд в этой области — «Выражение эмоций у человека и животных» (1873). В этой книге Дарвин привел многочисленные наблюдения, подтверждающие общее представление о том, что выражение эмоций у человека и животных укладывается в один непрерывный ряд. Он даже рассматривал некоторые формы выражения эмоций у человека как унаследованное поведение, которое было полезно нашим предкам, но сейчас уже утратило свое функциональное значение.

Изучение поведения животных после Дарвина

Относительно короткий период после Дарвина до развития этологии и зоопсихологии XX века отмечен трудами довольно значительного числа ученых; в этот период исследование поведения животных доказало свою плодотворность. Несмотря на важность этих работ, полное их обсуждение выходит за рамки нашей книги, и мы рассмотрим их лишь вкратце. Более подробные обзоры можно найти у Боринга (Boring, 1957), Джейнса (Jaynes, 1969), Уотерса (Waters, 1951), Клопфера (Klopfer, 1974), Уордена (Warden, 1927) или в других сводках, написанных в историческом аспекте.

Дж. Романес. В 1882 г. Романес, друг и ученик Дарвина, написал свой классический труд по зоопсихологии — «Разум животных». Он пытался продолжить приложение принципов Дарвина при сравнительном исследовании поведения. Романес известен главным образом в связи с двумя отрицательными чертами своих работ — приверженностью к описанию отдельных случаев и склонностью к антропоморфизму. Хотя результаты эпизодических или

несистематических наблюдений за поведением (нередко это были единичные события, описанные неквалифицированными наблюдателями) могут представлять большой интерес, их следует истолковывать более осторожно, чем это делается в работах Романеса. Второе слабое место его работ — антропоморфизм, т. е. чрезмерная тенденция наделять животных человеческими качествами.

К. Л. Морган. Другим крупным исследователем поведения животных был Морган; его выдающимся вкладом в эту науку было «Введение в сравнительную психологию», опубликованное в 1900 г. Наибольшую известность Моргану принесла его борьба против необузданного антропоморфизма. Как гласит часто упоминаемый «закон экономии», или «канон Ллойда Моргана», «то или иное действие ни в коем случае нельзя интерпретировать как результат проявления какой-либо высшей психической способности, если его можно объяснить на основе способности, занимающей более низкую ступень на психологической шкале» (Morgan, 1894). Совет выбирать из двух равноценных объяснений более простое, несомненно, во многих случаях очень полезен. Не следует, однако, стремиться избегать сложных объяснений в тех случаях, когда они кажутся оправданными.

Жак Лёб. Это был один из крайних сторонников «закона экономии», он пытался объяснить почти всякое поведение на основе тропизмов, которые он определял как «вынужденные движения». Согласно Лёбу, поведение животных можно интерпретировать как результат прямого физического и химического воздействия различных стимулов на протоплазму. Таким образом, стимулы, по мнению Лёба, воздействуют на животных в основном таким же довольно простым способом, как и на растения.

Г. С. Дженнингс. Дженнингс — один из первых ученых, которые подчеркивали необходимость описательного изучения всего поведенческого репертуара исследуемых видов. В своей книге «Поведение низших организмов» (1904) он рассматривал главным образом простейших. Дженнингс расходился во мнениях с Лёбом и считал, что разнообразие и изменчивость поведения даже самых простых организмов несовместимы с объяснением, основанным на тропизмах.

Д. А. Сполдинг. Это один из первых исследователей поведения животных, получивший известность главным образом своими эмпирическими работами по развитию поведения у цыплят. Пытаясь понять, какие факторы регулируют развитие поведения в онтогенезе, он проводил депривационные эксперименты, в которых животных выращивали в отсутствие тех или иных элементов их обычной среды. Сполдингу принадлежат также первые работы по изучению импринтинга (см. гл. 8).

И. П. Павлов. Хотя Павлов относительно мало общался со многими из современных ему специалистов по поведению животных, его классическим работам по условным рефлексам суждено

было оказать значительное влияние на развитие науки о поведении животных в двадцатом веке.

У. Джеймс. Книга Джеймса «Принципы психологии» (James, 1890) стала на долгие годы основным учебником психологии; эта книга содержала много сведений о поведении животных, в том числе главу об инстинкте и обсуждение импринтинга. Джеймс во многом облегчил развитие сравнительной психологии.

У. Мак-Дауголл. Работы этого психолога оказали весьма значительное влияние на развитие современных теорий поведения. Мак-Дауголл создал теорию «психической целенаправленности» (purposive psychology), в основу которой положено представление о том, что организм постоянно стремится к какой-то цели. Наибольшую известность ему принесла книга «Социальная психология» (1908). В этой книге Мак-Дауголл пытался показать, что все поведение человека можно объяснить действием инстинктов и их видоизменением в результате опыта. В его перечень инстинктов входили инстинкты бегства, драчливости, самоуничижения, размножения, стяжательства и т. д. и т. п. Этот перечень не имел конца. Вскоре стало ясно, однако, что подобные «объяснения» на самом деле ничего не объясняют, а лишь дают названия определенным явлениям. Когда вещам просто присваивают названия, полагая, что тем самым объясняют их, — это так называемое «заблуждение номинализма». Тем не менее Мак-Дауголл внес много ценного в психологию; в частности, он, вероятно, в большей мере, чем кто-либо другой, внушил психологам весьма скептическое отношение к концепции инстинкта, что оказалось очень важным, когда спустя примерно полвека психологи и этологи начали взаимодействовать друг с другом.

Таким образом, благодаря деятельности всех этих выдающихся ранних исследователей изучение поведения животных в конце прошлого и начале нынешнего веков было весьма увлекательным занятием.

КРАТКИЕ ВЫВОДЫ

Исследование поведения животных начинается с тщательного наблюдения и описания. Вслед за этим нужно рассмотреть четыре категории вопросов: о непосредственных причинах поведения, о его развитии, эволюции и функциональном значении. Для того чтобы до конца понять поведение, необходимо ответить на все эти четыре группы вопросов.

В додарвиновский период поведение животных изучали главным образом в философском и естественноисторическом аспектах. В конце XIX века группа высокоталантливых ученых, придерживавшихся различных взглядов, заложила основы для развития науки о поведении животных в XX веке.

Глава 2

ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ РАЗЛИЧНЫХ ДИСЦИПЛИН В НАУКЕ О ПОВЕДЕНИИ ЖИВОТНЫХ

В настоящее время в изучении поведения животных участвуют представители многих специальностей. Среди тех, кто вносит свой вклад в эту область науки, имеются психологи, зоологи, антропологи, ветеринары, физиологи, энтомологи и практические работники различных отраслей сельского хозяйства. Между этими группами исследователей существуют значительные различия в отношении тех аспектов поведения, которым они уделяют главное внимание. Однако при этом почти у всех у них так много общего, что их деятельность сливается в нечто единое — в науку о поведении животных. Для того чтобы понять этот современный синтез, нужно изучить те различия, которые всего несколько десятилетий назад разъединяли исследователей, получивших подготовку в разных областях науки. Мы рассмотрим некоторые основные черты ряда дисциплин, участвующих в изучении поведения животных, уделив главное внимание двум из них — этологии и зоопсихологии.

КЛАССИЧЕСКАЯ ЭТОЛОГИЯ И ЗООПСИХОЛОГИЯ

Наше рассмотрение классической этологии и зоопсихологии целесообразно начать с сопоставления этих двух наук, какими они были во времена их наибольшего расхождения. Такими временами были сороковые и пятидесятые годы, однако различия, приведшие к разделению этих двух областей науки, возникли еще в XIX веке (Jaynes, 1969).

Классической этологии нельзя дать простое определение. Разные авторы определяли этологию как «объективное изучение поведения», «биологическое изучение поведения», «изучение инстинкта» или «изучение поведения любителями определенных животных». Классическая этология представляла собой особый подход, выработанный группой европейских зоологов-новаторов и уделяющий большое место эволюционным аспектам исследования инстинкта.

Столь же трудно определить и классическую зоопсихологию. Она зародилась, разумеется, внутри психологии в связи с интересом к проблемам эволюции высших психических функций. Зоопсихология превратилась в науку о поведении животных, изучавшую главным образом вопросы научения, в частности на белых крысах.

Классическая этология и зоопсихология сопоставлены в табл. 2.1. Они различаются по странам, где они развивались, по научному профилю исследователей, типичным объектам, основным проблемам и методам.

Таблица 2.1

Некоторые характерные черты классической этологии и зоопсихологии (по McGill, 1965).

Особенность	Классическая этология	Классическая зоопсихология
Страны	Европейские	Северная Америка
Научный профиль исследователей	Зоологи	Психологи
Типичные объекты	Птицы, рыбы и насекомые	Млекопитающие, особенно лабораторные крысы
Основные проблемы	«Инстинкт», изучение эволюции поведения	«Научение», разработка теорий поведения
Методы	Тщательные наблюдения, эксперименты в полевых условиях	Лабораторные исследования, контроль над переменными, статистический анализ

Бургхардт (Burghardt, 1973) писал об «этологической позиции», которая составляет философскую основу этологии и которая оказала большое влияние на изучение поведения животных независимо от конкретных теоретических формулировок. Этологическая позиция характеризовалась требованием: 1) изучать формы поведения, имеющие смысл в естественных условиях; 2) начинать анализ с описательной работы; 3) изучать широкий круг видов и форм поведения; 4) сравнивать сходные формы поведения у близких видов и 5) не ограничиваться исследованиями на одомашненных или лабораторных животных. В отличие от этого большинство зоопсихологов занималось поисками «общих законов поведения», которым, по их мнению, должны подчиняться разные формы поведения у самых различных видов. Отчасти в результате такого подхода многие зоопсихологи считали, что выбор изучаемой реакции может быть произвольным, опускали описательную стадию исследования и концентрировали свое внимание на изучении единственного лабораторного вида — крысы.

Представители классической этологии и зоопсихологии разрабатывали свои дисциплины в относительной изоляции друг от друга, причем каждая из этих двух групп считала свой подход «объективным изучением поведения». Когда в пятидесятых годах этологи и зоопсихологи начали теснее контактировать друг с другом, возникло много споров. Именно эти споры и привели к синтезу, породившему современную науку о поведении животных.

ЭТОЛОГИЯ

Мы рассмотрим здесь происхождение этологии, ее основные концепции и новейшие достижения.

Истоки классической этологии

Зарождение этологии в начале XX века лучше всего можно проследить по работам четырех ученых — Чарльза О. Уитмена, Оскара Хейнрота, Якоба фон Юкскюлля и Уоллеса Крэйга. Уитмен — американский зоолог, изучавший поведение видов голубей, и его считают основоположником этологии. Он приобрел известность благодаря высказанному им предположению, что поведение организмов, подобно их морфологии, можно изучать с эволюционной точки зрения. Уитмен считал, что эволюцию поведения можно исследовать точно так же, как мы исследуем эволюцию органов. Немецкий зоолог Хейнрот тоже изучал поведение птиц. Ему удалось документировать различные примеры эволюции поведения птиц в плане, предложенном Уитменом.

Ученик Уитмена У. Крэйг достиг успехов в разработке теоретической модели, касающейся регуляции поведения у животных. Он назвал видоспецифические стереотипы поведения, изучавшиеся Уитменом и Хейнротом, «консумматорными» (т. е. завершающими) актами. Крэйг далее отметил, что не все формы поведения строго фиксированы и неизменны. Он провел различие между «аппетитивным» (т. е. подготовительным) поведением и завершающими актами и указал на то, что первое представляет собой изменчивое, возбужденное поведение, которое кончается появлением стимула, запускающего конечный, завершающий акт. При наличии соответствующей мотивации у животного возникает изменчивое поисковое поведение, обычно приводящее к появлению какого-то определенного стимула, который в свою очередь вызывает какую-то завершающую реакцию Например, животное, лишенное пищи, начинает предпринимать разнообразные поисковые действия, которые прекращаются при появлении пищи, вызывающей относительно стереотипное пищевое поведение.

Фон Юкскюлль подчеркивал, что лишь очень немногие из огромного числа стимулов, непрерывно воздействующих на животное, способны вызвать реакции у данного организма Он назвал этот специфический перцептивный мир каждого животного его «окружением» (Umwelt). Вследствие своей особой сенсорной и нервной организации каждое животное особенно чувствительно к одним потенциальным стимулам и нечувствительно к другим Например, у клеща стимулом, вызывающим реакцию приближения к пище, служит масляная кислота Любой объект с запахом масляной кислоты может вызвать у клеща реакцию приближения, тогда как объекты, не обладающие таким запахом, не оказывают на него действия.

Классическая этология достигла своей вершины в трудах Конрада Лоренца и Нико Тинбергена — двух европейских этологов, разделивших с Карлом фон Фришем Нобелевскую премию по физиологии и медицине за 1973 год. Лоренц, ученик Хейнрота, приобрел известность за целый ряд исследований поведения, в частности общественного поведения птиц. Он был новатором, много способствовавшим возрождению интереса к поведению животных. Тинберген — один из столь же творческих «любознательных натуралистов», сыгравших большую роль в создании прочной эмпирической основы для этологии. Его книга «Изучение инстинкта» (1951) представляет собой важнейшую веху в истории классической этологии.

Основные концепции и модели классической этологии

Основы классической этологии можно понять, рассмотрев некоторые из главных концепций и теоретических моделей, предложенных для объяснения непосредственных причин поведенческих реакций. Следует помнить, что вопросы о конечных причинах тоже имели большое значение для классических этологов.

Комплексы фиксированных действий (КФД). Эти комплексы занимают центральное место в этологическом мышлении. Это моторные стереотипы, служившие объектом большей части этологических исследований; они примерно соответствуют завершающим актам, которые рассматривал Крэйг. Хотя разные авторы в своих определениях КФД делают упор на различные особенности, перечень последних обычно содержит семь характеристик:

1) КФД рассматриваются как *стереотипные,* поскольку они состоят из ряда двигательных актов, образующих жесткую, предсказуемую и высокоорганизованную последовательность;

2) КФД — это *сложные* комплексы движений, и именно сложность отличает их от простых рефлексов;

3) считается, что КФД *проявляются у всех представителей данного вида* или по крайней мере у всех особей данного пола, относящихся к определенной возрастной группе и находящихся в определенном физиологическом состоянии;

4) КФД вызываются *простыми, но высокоспецифичными стимулами;*

5) это «самоистощающиеся» реакции: само осуществление КФД ведет к тому, что его становится труднее вызвать вновь. Повторное вызывание КФД затрудняется не столько их последствиями, сколько самим их проявлением;

6) считается, что в случае КФД внешние раздражители необходимы лишь в качестве «*пусковых*» стимулов, т. е., будучи однажды вызваны, они продолжаются независимо от внешних стимулов. Начавшись, КФД будет продолжаться, даже если в среде возникнут изменения, в результате которых это поведение перестанет быть уместным;

7) возникновение КФД считают *независимым от прошлого опыта*; КФД осуществляются практически полностью с самого первого раза.

Этологи изучали широкий круг различных комплексов фиксированных действий у множества разных видов. Реакция «разевания клюва» у птенцов гнездовых птиц при виде одного из родителей, опускающегося на гнездо и готового начать кормление; выбрасывание языка, с помощью которого лягушка ловит насекомых; различные формы демонстраций при ухаживании и агрессивном поведении у птиц (рис. 2.1) — все это примеры комплексов

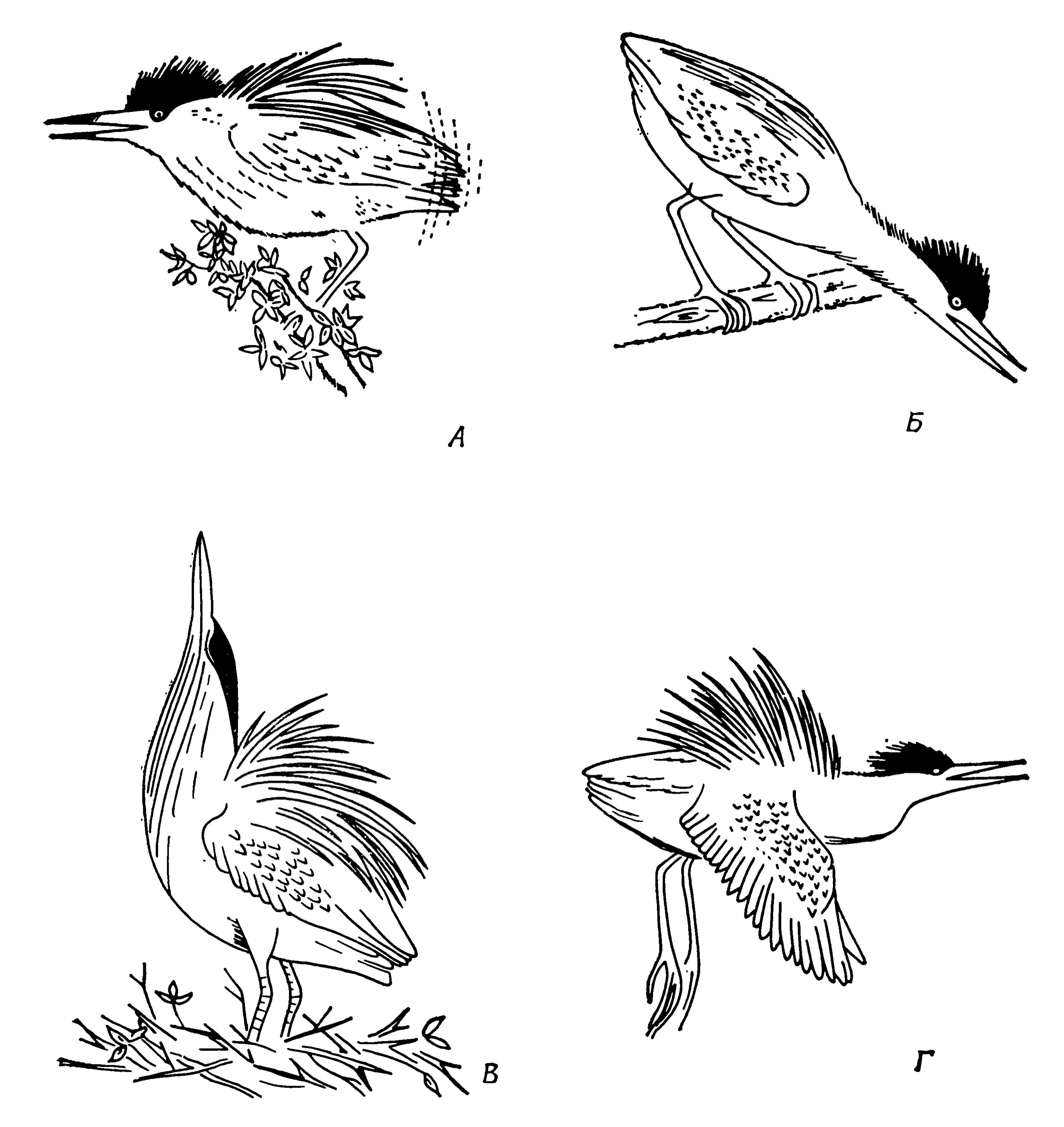
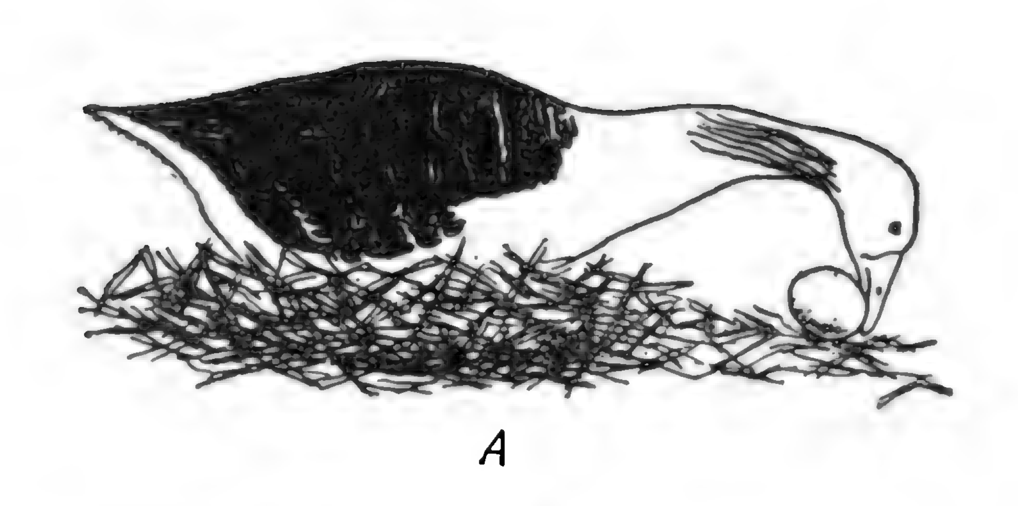


Рис. 2.1. Четыре типа демонстрационного поведения у зеленой кваквы. (Meyerriecks, 1960.)

А. Агрессивная демонстрация «полный вперед». *Б*. «Щелканье клювом», производимое самцом во время ухаживания. *В*. Поза вытягивания шеи. *Г* Машущий полет.



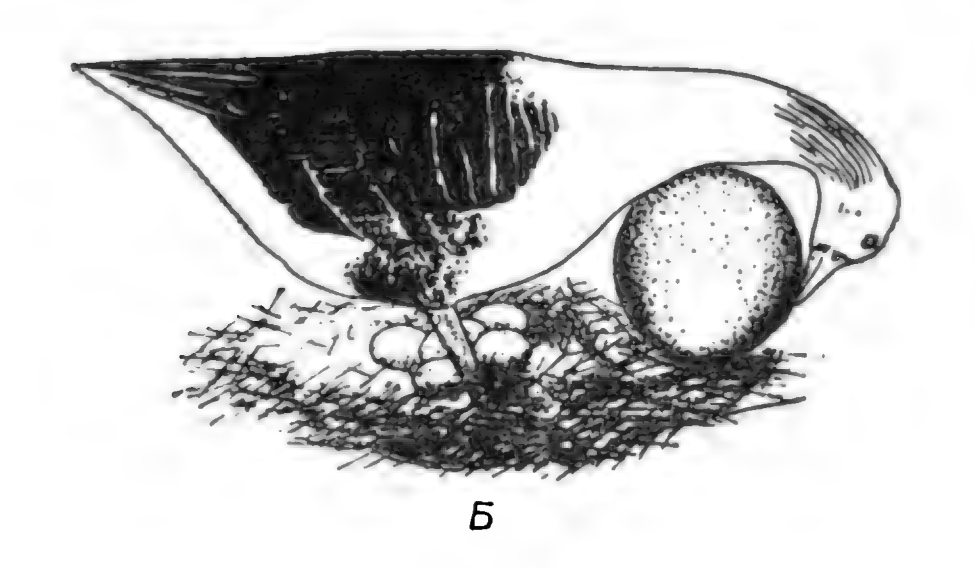


Рис. 2.2. Реакция закатывания яйца у серого гуся. (Tinbergen, 1951.)

А. Гусь, пытающийся вернуть в гнездо выкатившееся яйцо. *Б*. Попытка закатить в гнездо гигантскую модель яйца («сверхоптимальный стимул»).

фиксированных действий. Классическим примером КФД служит реакция закатывания яйца у серого гуся. Эти птицы строят в земле неглубокие гнезда, из которых яйца часто выкатываются. Чтобы вернуть яйцо в гнездо, гусь совершает ряд стереотипных действий (Lorenz, Tinbergen, 1938). Приблизившись к яйцу, гусь вытягивает к нему шею и дотрагивается клювом до земли по другую сторону яйца (рис. 2.2, *А*). Затем он совершает строго фиксированную последовательность движений в вертикальной плоскости, чтобы вернуть яйцо в гнездо. Закатывание яйца у серого гуся удовлетворяет большинству критериев, определяющих комплекс фиксированных действий (оно стереотипно, характерно для всех особей данного вида, вызывается простым специфическим стимулом и т. д.). Иногда, когда гусь пытается вернуть яйцо в гнездо, оно откатывается в сторону. В некоторых случаях гусь при этом продолжает выполнять весь комплекс движений до полного завершения. Этот пример показывает, до какой степени подобный стереотип, будучи однажды вызван, независим от внешних условий.

Знаковые стимулы. Относительно простые, но тем не менее специфические стимулы, «запускающие» комплексы фиксированных действий, получили название «стимул-объектов» или «знаковых стимулов». Именно знаковые стимулы прерывают изменчивое «подготовительное поведение» (пользуясь терминологией Крэйга) и вызывают стереотипные КФД. Для самца зарянки красная грудка на принадлежащей ему территории служит знаковым стимулом для агрессивного поведения; а клюв одного из родителей — стимул, вызывающий у только что вылупившихся птенцов чайки реакцию

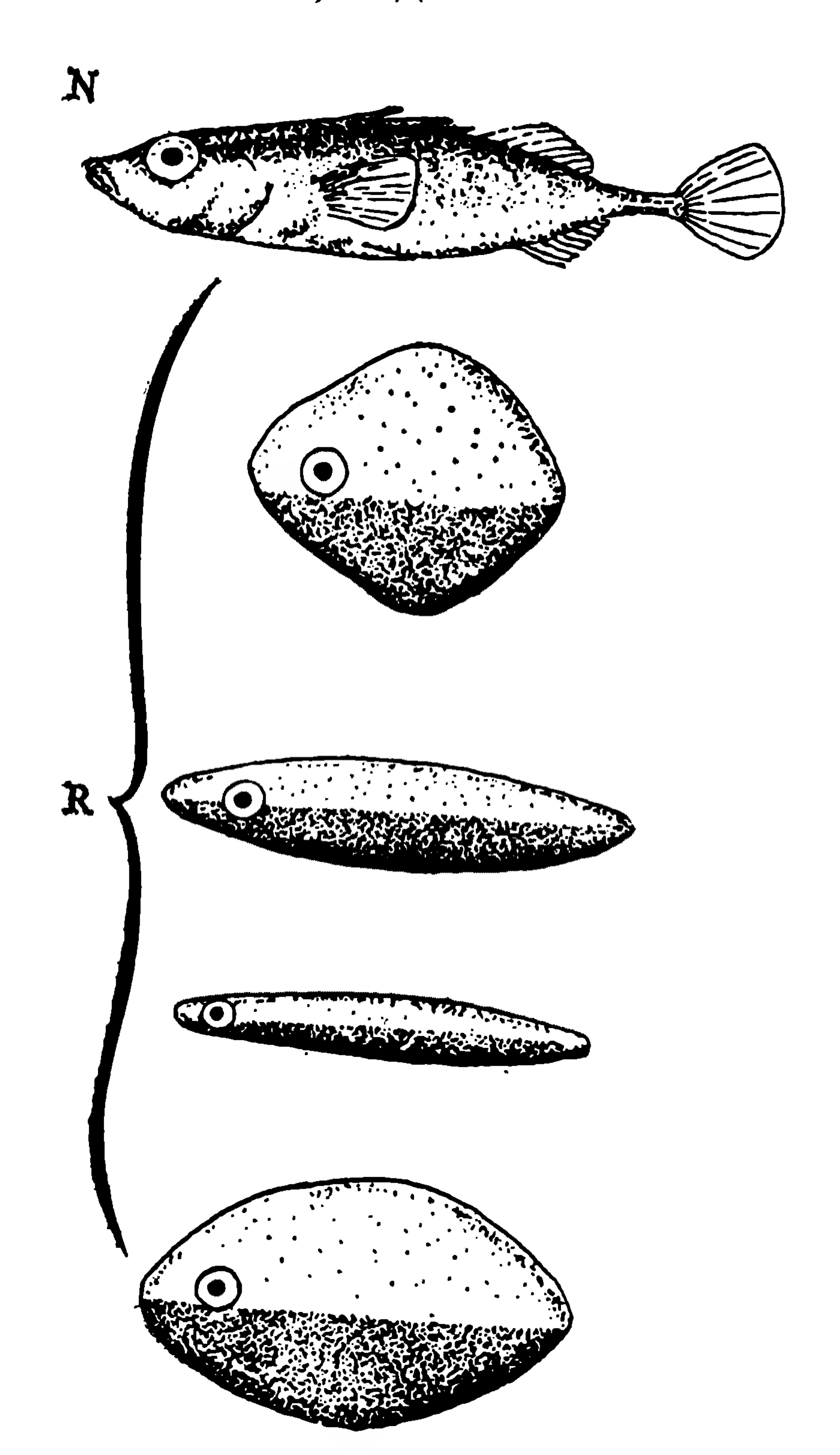


Рис. 2.3. Модели, созданные этологами для изучения знаковых стимулов, запускающих агрессивное поведение у колюшки. (Tinbergen, 1951.)

Модель N очень похожа на колюшку, но ее нижняя поверхность не окрашена в красный цвет; эта модель почти не вызывает агрессивного поведения. Модели группы R обладают весьма отдаленным сходством с колюшкой, но их нижняя поверхность красного цвета, и они довольно эффективны в качестве стимулов, вызывающих защиту территории.

клевания (клевание птенцом родительского клюва вызывает у родителей реакцию кормления).

Для изучения знаковых стимулов этологи используют *модели* — искусственные объекты, обладающие характерными признаками этих стимулов; предъявляя животным такие модели, они пытаются установить, какие признаки играют решающую роль в запуске КФД. У небольшой пресноводной рыбы колюшки во время брачного сезона брюшко самца приобретает красную окраску, и он проявляет резко выраженное территориальное поведение. На рис. 2.3 показаны модели, использованные Тинбергеном (Tinbergen, 1951) для выявления тех знаковых стимулов, которые служат решающими факторами, вызывающими защиту территории. Оказалось, что даже очень грубые макеты, нижняя поверхность которых окрашена в красный цвет (ряд *R*), более эффективны в качестве таких факторов, чем близкая к натуре однотонная модель (*N*). Очевидно, красное брюшко служит у колюшки решающим знаковым стимулом для защиты территории.

Этологи сумели создать модели, еще более эффективные в отношении запуска КФД, чем природные стимулы; такие стимулы получили название «сверхоптимальных». Серый гусь пытается за-

катывать в гнездо гигантскую модель яйца, предпочитая ее собственным яйцам (см. рис. 2.2, *Б*). Очень длинный и тонкий искусственный клюв еще лучше вызывает у птенца чайки реакцию клевания, чем модель, гораздо больше похожая на голову взрослой чайки.

В литературе по этологии очень часто встречается термин «релизер» (releaser). Некоторые авторы используют этот термин как синоним «знакового стимула». Другие придают ему более узкий смысл, называя «релизерами» только те знаковые стимулы, которые представляют собой структуры, движения, звуки или запахи, принадлежащие животному того же вида.

Врожденный разрешающий механизм. Принято считать, что организация комплексов фиксированных действий является врожденной и что осуществление их подавляется процессами активного торможения, исходящими из центральной нервной системы. Снятие этого торможения «запускает» КФД и делает возможным их проявление. Предполагалось, что врожденный разрешающий механизм (ВРМ) локализован в определенном участке мозга, на который и воздействуют знаковые стимулы, запуская КФД. Для пояснения принципа действия знакового стимула и ВРМ нередко проводят аналогию с ключом и замком. Знаковый стимул сравнивают при этом с высокоспецифичным ключом, идеально соответствующим «замку» — ВРМ.

Специфическая энергия действия. Как уже говорилось, комплексы фиксированных действий считали «самоистощающимися». Для объяснения этой их особенности Лоренц предложил энергетическую модель поведения. Согласно этой модели, каждый КФД имеет собственный «резервуар» специфической энергии. Количество энергии в этом резервуаре постепенно возрастает, пока животное воздерживается от КФД, а при неоднократном повторении КФД уровень энергии снижается. Легкость запускания КФД зависит не только от характеристик знакового стимула, но и от уровня специфической энергии действия в данный момент времени. По мере накопления специфической энергии активация врожденного разрешающего механизма и запуск КФД может достигаться с помощью стимулов, все менее и менее сходных с идеальным знаковым стимулом. В конце концов уровень специфической энергии может стать таким высоким, что КФД будет возникать вообще без всякого стимула; это явление получило название «активности вхолостую» («vacuum activity»).

Другие концепции и понятия. В том случае, когда тенденции к совершению двух различных действий (например, к драке и к бегству) вступают в конфликт или когда при сильном стремлении к определенному действию одновременно имеет место сильное торможение, направленное против его реализации, может возникнуть поведение совершенно неожиданного типа. Подобные формы поведения интересны тем, что они сами по себе достаточно обык-

новенны, только в данном случае возникают вне своих обычных мотивационных контекстов. Такое «неуместное» поведение получило название «смещенной активности». Например, две птицы, находящиеся на границах своих территорий, могут оказаться в конфликтной ситуации. Поскольку каждая птица на своей собственной территории занимала доминирующее положение, у каждой из них возникают одновременно тенденции к двум противоположным действиям — бегству и нападению. В результате они могут заняться «смещенной» чисткой оперения или «смещенной» постройкой гнезда. Еще один возможный путь разрешения подобного конфликта — *переадресованная активность*. Когда у животного одновременно возникает и тенденция напасть на другую особь своего вида, и торможение этой тенденции, то оно может направить свою агрессию на третье животное, которое для него менее опасно. «Переадресованная агрессия» в этологической терминологии примерно соответствует тому, что в теории психоанализа принято называть «смещенной агрессией».

Интенционными движениями называют незавершенные или подготовительные движения, происходящие в начальной стадии той или иной активности (например, птица пригибается к земле и принимает определенную позу, перед тем как взлететь).

Таксисом в этологии называют ориентированное (направленное) движение, сочетающееся с каким-либо комплексом фиксированных действий. Предполагалось, что КФД, будучи однажды вызван, не зависит от дальнейшей стимуляции, тогда как таксис определенным образом ориентирован по отношению к источнику раздражения. Когда серый гусь, изображенный на рис. 2.2, *А*, катит яйцо к гнезду, он совершает боковые движения, которые должны удерживать яйцо под клювом. Эти направленные движения представляют собой таксисы, и они прекращаются, если яйцо откатывается в сторону, хотя КФД может при этом продолжаться.

Этограммой называют полный перечень двигательных актов, наблюдаемых у данного вида. Создание этограммы считалось первым шагом в изучении поведения какого-либо нового вида.

Гидравлическая модель Лоренца. Наиболее полное представление о действии всех этих гипотетических регуляторов поведения дает гидравлическая модель, предложенная Лоренцем (Lorenz, 1950) (рис. 2.4). Эта модель содержит следующие основные элементы: кран (*1*), из которого вода поступает в бак (*2*), клапан (*3*), выпускающий воду из бака и закрепленный с помощью пружины (*4*); чашку (*5*), на которую можно ставить грузы, и лоток для стока воды (*6*). Аналогия с рассмотренными выше концепциями достаточно ясна. Уровень воды в баке соответствует уровню специфической энергии действия; вода накапливается с течением времени, а затем под действием знакового стимула (груза) клапан (врожденный разрешающий механизм) открывается, выпуская воду. Легкость открывания клапана зависит от количества воды

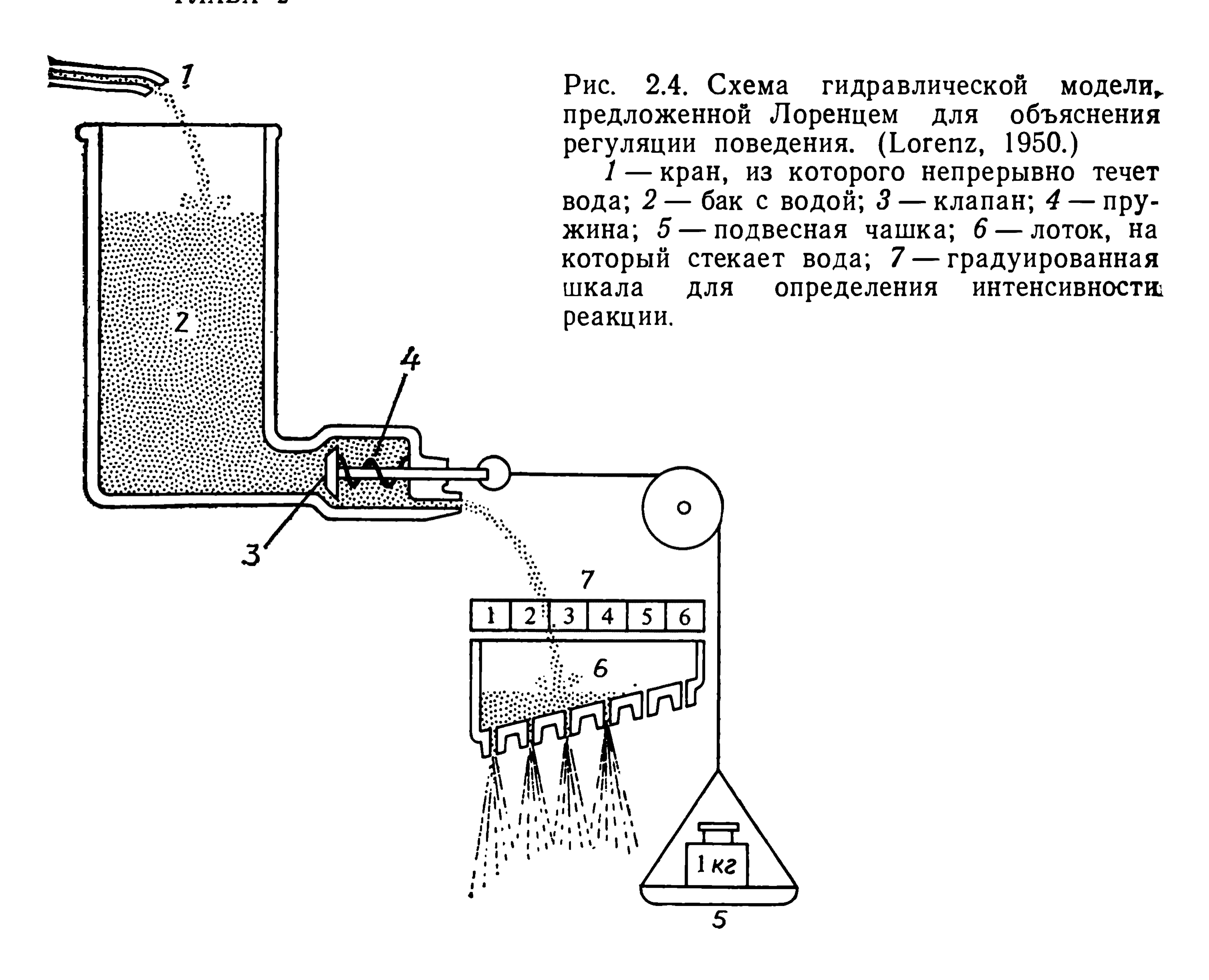


Рис. 2.4. Схема гидравлической модели, предложенной Лоренцем для объяснения регуляции поведения. (Lorenz, 1950.)

1 — кран, из которого непрерывно течет вода; *2* — бак с водой; *3* — клапан; *4* — пружина; *5* — подвесная чашка; *6* — лоток, на который стекает вода; *7* — градуированная шкала для определения интенсивности реакции.

в баке и величины груза. Расстояние, на которое выбрасывается вода из клапана, соответствует интенсивности реакции и может быть измерено благодаря делениям, имеющимся на лотке.

Иерархическая модель Тинбергена. Тинберген предложил более сложную модель; эта модель была предназначена для объяснения структуры поведения на протяжении более длительных периодов. Тинберген исходил из предположения о неполной специфичности энергии для отдельных КФД. В модели Тинбергена инстинкты организованы в иерархическую систему, где первоначальным вместилищем энергии служит какой-либо инстинкт высшего уровня, например «инстинкт размножения». От этого высшего уровня энергия течет вниз, встречая различные преграды, ко все более тонким уровням подготовительного поведения, уровням завершающих действий и далее к специфическим мышечным актам — вплоть до «неделимых» двигательных единиц.

Современный период в развитии этологии

За четверть века, прошедшую с тех пор, как классическая этология достигла своего наивысшего развития, эта область науки претерпела существенные изменения. Это в значительной части

определялось внутренними стимулами. Некоторые ключевые концепции были модифицированы на основе данных, полученных этологическими методами. Оказалось, например, что многие КФД более изменчивы, чем предполагалось вначале, и это заставило некоторых этологов называть их «двигательными комплексами» (motor patterns), «комплексами действий» или «модальными комплексами действий». В свете новых данных о сенсорных системах стало казаться, что специфичность, характерная для влияния стимулов в процессе регуляции поведения, определяется не столько «врожденными разрешающими механизмами» центральной нервной системы, сколько фильтрацией, происходящей в различных афферентных путях. Стало очевидным, что снижение вероятности осуществления многих поведенческих актов нередко в большей мере обусловлено не «самоистощением», а обратной связью, т. е. соответствующим изменением в среде, например действительным возвратом яйца в гнездо или устранением стимула, вызвавшего данное поведение. Вопреки теории, поведенческая реакция иногда сопровождается кратковременным облегчением ее повторного возбуждения. Возникли сомнения в полезности моделей, объясняющих мотивацию накоплением некой энергии (см. Hinde, 1970). Появился ряд новых концепций относительно смещенной активности; в частности, ее рассматривали как результат простого снятия торможения с обычных форм активности, а не как результат перемещения специфической энергии действия. Эти и другие изменения, возникшие в этологии, привели к значительному пересмотру классических концепций этой науки и породили недоверие к некоторым сторонам широких синтетических моделей; особенно сильно такие тенденции проявлялись у этологов англоязычных стран. Превосходный обзор всех этих изменений сделал Бир (Beer, 1973).

Одновременно с изменениями, происходившими внутри самой этологии, она подвергалась нападкам извне, например со стороны представителей сравнительной психологии (Lehrman, 1953, и др.). Реакция на такую критику повела к дальнейшему отходу от некоторых жестких классических моделей, к сближению с другими подходами и к развитию синтетических тенденций в изучении поведения, преобладающих в настоящее время. Сегодня этология переживает этап динамического эмпиризма, и часто нелегко бывает провести границу между нею и другими направлениями в анализе поведения животных; в результате ее взаимодействия с этими направлениями складывается современная наука о поведении животных.

ЗООПСИХОЛОГИЯ

Вклад некоторых зоопсихологов, работавших в конце прошлого и начале нынешнего века, был рассмотрен в главе 1. Здесь мы дадим обзор развития зоопсихологии в XX веке.

Преобладающие направления в зоопсихологии

Поворотным моментом в развитии зоопсихологии явилась работа Э. Торндайка (Thorndike, 1898), посвященная научению путем проб и ошибок у кошек и собак в экспериментах с проблемными клетками. Эта докторская диссертация и показанная в ней роль подкрепления («закон эффекта») при научении оказали существенное влияние на развитие зоопсихологии в нынешнем веке. В период с 1899 по 1903 г. лаборатории зоопсихологии были созданы в университете Кларка и в Гарвардском и Чикагском университетах (Boring, 1957). У. Смолл в университете Кларка начал исследовать научение у белых крыс в задачах с лабиринтом. В 1902 г. Роберт Йеркс начал заниматься сравнительной психологией в Гарварде. В Чикаго Дж. Уотсон, работавший под руководством X. Дональдсона и Дж. Энджелла, написал диссертацию о неврологическом и поведенческом созревании у крыс. К 1910 г. в США существовало восемь зоопсихологических лабораторий, а в десятке других учебных заведений читались курсы по этому предмету. В 1911 г. был основан Journal of Animal Behavior, а в 1921 г. он слился с журналом Psychobiology, превратившись в Journal of Comparative Psychology.

На ранних этапах своего развития зоопсихология имела широкую сравнительную базу. Йеркс изучал медуз, дождевых червей, вальсирующих мышей и приматов. Одна из первых библиографий, составленных Карлом Лэшли, содержала работы, посвященные парамециям, попугаям, обезьянам и крачкам. Уотсон и Лэшли (Watson, Lashley, 1915) опубликовали работу по возвращению к «дому» у птиц. Другие зоопсихологи тоже изучали целый ряд различных видов. Переход от науки, имевшей столь широкую основу, к науке, занимающейся главным образом проблемой научения у крыс, представлял собой важную тенденцию в зоопсихологии XX века. Эту тенденцию хорошо иллюстрирует анализ работ, опубликованных в Journal of Comparative and Physiological Psychology за 1911—1948 годы, с точки зрения видового состава использованных объектов (рис. 2 5). В этот период в названном журнале постепенно стали преобладать исследования на млекопитающих, в частности на крысах. Кроме того, в ранних журналах по сравнительной психологии публиковались работы по самым различным формам поведения (например, по общественному поведению, простым комплексам действий, пищевому поведению). Но в XX веке эти исследования стали вытесняться работами, посвященными научению (см. Beach, 1950). Доброкачественные исследования, не касавшиеся научения, нередко появлялись в журналах, не имевших прямого отношения к зоопсихологии (см. Gottlieb, 1976).

Чем же был вызван этот отход психологии от сравнительного

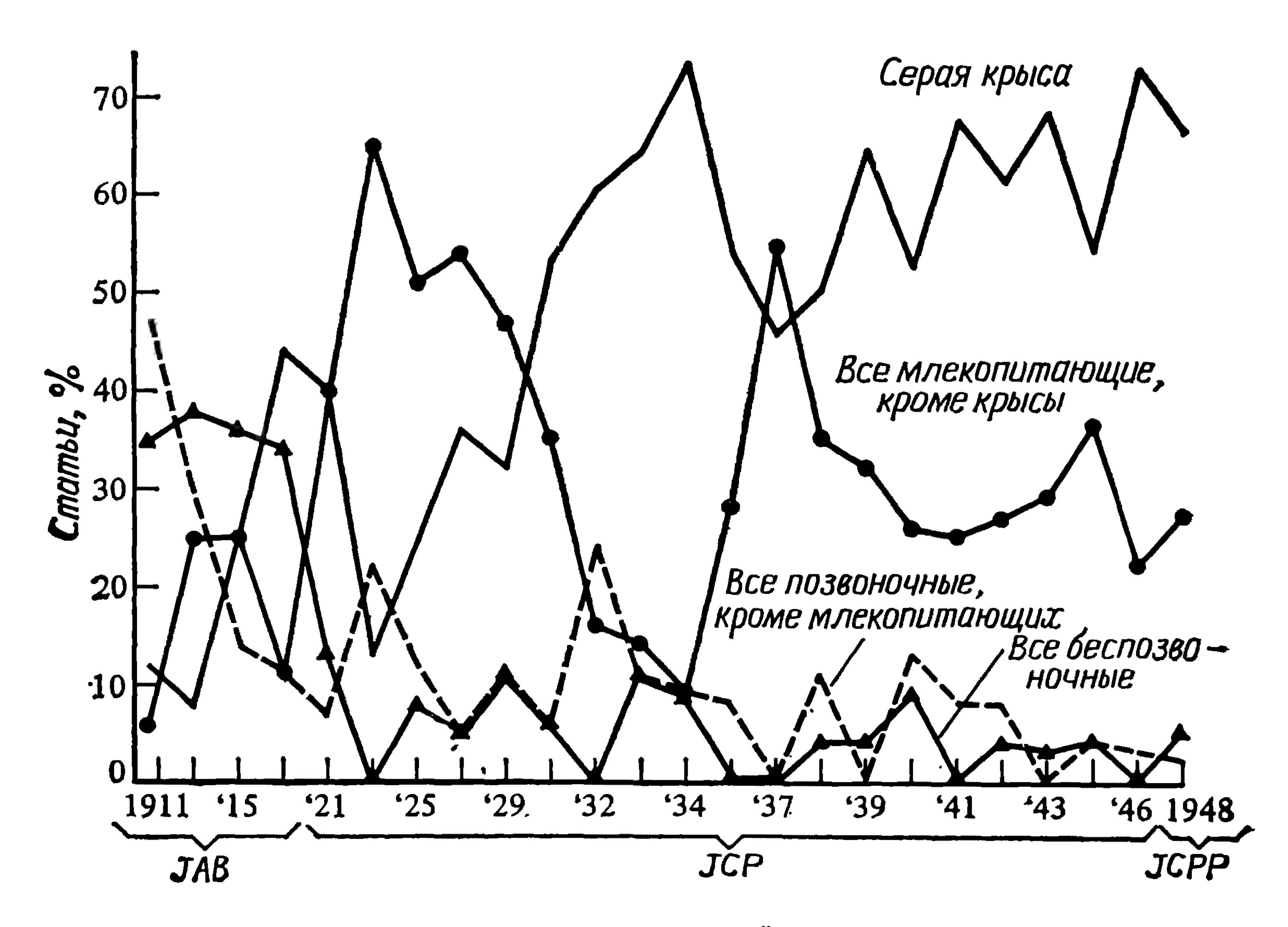


Рис. 2.5. Численное соотношение статей, посвященных разным группам животных, в журналах Journal of Animal Behavior (JAB), Journal of Comparative Psychology (JCP) и Journal of Comparative and Physiological Psychology (JCPP) за период с 1911 по 1948 г. (Beach, 1950.)

изучения разнообразных форм поведения, приведший к преобладанию работ по научению у белых крыс? Одной из причин было возникновение *бихевиоризма*. Определение бихевиоризма было дано Уотсоном (Watson, 1913), сформулировавшим его в статье под названием «Психология с точки зрения бихевиориста». Бихевиористы отвергали менталистские концепции, чаще всего преобладавшие в психологии, и уделяли главное внимание поведенческим актам, доступным для наблюдения. Большинство бихевиористов считало роль генетически контролируемого поведения минимальной, выдвигая на первый план исследование процессов научения (см , например, Watson, 1930).

Другой важной причиной упадка сравнительной психологии, основанной на изучении широкого круга видов, был вывод Торндайка (Thorndike, 1911) о том, что законы, управляющие научением, по существу одинаковы для всех видов. Торндайку принадлежала ведущая роль в сравнительном исследовании научения. Если считать, что процесс научения одинаков у всех видов, то это оправдывает проведение исследований на таком удобном объекте, как лабораторные крысы. Сравнительные исследования становятся ненужными, а к тому же они дорого стоят и связаны с рядом неудобств. Бихевиористско-торндайковская традиция в зоопсихологии сохранилась до наших дней. Скиннер и многие психологи, изучавшие оперантное научение, при выборе объекта

руководствовались прежде всего соображениями удобства. Советские ученые, продолжая традиции Павлова, придерживались таких же взглядов (Воронин, 1962).

В сороковых и пятидесятых годах в зоопсихологии господствовали «всеобщие» теории научения и такие теоретики, как Халл, Толмен, Скиннер и Гатри. Книги под такими заголовками, как «Принципы поведения» или «Поведение организмов», основывались почти исключительно на результатах исследования научения у крыс. Подлинно сравнительное изучение поведения животных отошло далеко на второй план.

Классическая сравнительная психология

Хотя в тридцатых и сороковых годах теория научения, несомненно, занимала в зоопсихологии господствующее место, необходимо указать и на другие важные направления. Сравнительно небольшое число зоопсихологов поддерживало старые традиции сравнительной психологии с широким кругозором. Роберт Йеркс сохранял свой давний интерес к поведению приматов и в 1930 г. сумел открыть в Орендж-Парке (Флорида) Йельскую экспериментальную станцию по изучению антропоидов. Эта станция впоследствии сыграла важную роль в подготовке специалистов по сравнительной и физиологической психологии.

Майер и Шнейрла (Maier, Schneirla, 1935) написали классический учебник зоопсихологии, в котором они рассмотрели поведение самых разнообразных видов — от простейших до человека. Сам Шнейрла изучал общественное поведение муравьев в природных условиях, что было очень далеко от лабораторных исследований научения у крыс.

В тридцатых годах К. Карпентер изучал ревунов в Панаме, паукообразных обезьян в Центральной Америке, гиббонов в Таиланде, орангутанов на Суматре и макаков-резусов в Пуэрто-Рико. Карл Лэшли не дал угаснуть интересу к изучению физиологической основы разнообразных форм поведения, в том числе связанных с размножением. Фрэнк Бич начал классическую серию работ по физиологическим и сенсорным факторам, определяющим репродуктивное поведение. Генри Ниссен провел ряд исследований по решению задач человекообразными обезьянами.

Американский Музей естественной истории стал центром нью-йоркской группы исследователей, делавших большой упор на изучение развития поведения животных Ведущую роль в этой группе играли Бич, Шнейрла и Лестер Аронсон; позднее группа расширилась, и в нее вошли также Даниель Лерман, Джей Розенблатт и Говард Мольтц Члены «нью-йоркской группы эпигенетиков» считали важным изучение сложных взаимодействий между генами и средой в процессе развития поведения отдельной особи. Поведенческий эпигенез можно определить как «непрерывный про-

цесс развития от оплодотворения яйца и рождения особи до самой ее смерти, сопровождающийся усложнением и обогащением поведенческого репертуара, видоизменением форм поведения в пространстве и во времени в результате непрерывного динамического обмена энергией между развивающимся организмом и его средой, как внутренней, так и внешней» (Kuo, 1967, р. 11). Именно эта сложность динамического взаимообмена между организмом и средой стала главной проблемой, занимавшей большинство исследователей, входивших в эту группу. Многие ученые, воспитанные в такой традиции, составляли существенное исключение из того общего правила, что зоопсихологи изучали в основном крыс.

Знакомясь с важнейшими учебниками по сравнительной психологии, написанными в этот период (например, Maier, Sneirla, 1935; Moss, 1946; Warden, Jenkins, Warner, 1934; Stone, 1951), мы находим здесь довольно широкий спектр рассматриваемых видов животных и форм поведения. В этих книгах уже можно обнаружить зачатки тех направлений, которые вошли в моду в качестве «новых» в шестидесятых и семидесятых годах. Так, в них содержатся важные данные о развитии и эволюции поведения, о его регуляции стимулами, сенсорно-перцептивными процессами, гормональными и нервными механизмами. Хотя преобладающее большинство зоопсихологов занималось проблемами научения у крыс, этим подлинным сравнительным психологам и их ученикам предстояло в будущем сыграть важную роль в развитии современных исследований поведения животных.

СБЛИЖЕНИЕ СОВРЕМЕННОЙ ЭТОЛОГИИ С ЗООПСИХОЛОГИЕЙ

С пятидесятых годов взаимодействие между представителями классической этологии и зоопсихологии стало более регулярным. Вначале взаимоотношения между этими двумя «объективными науками о поведении» были весьма натянутыми.

Критика этологии

Психологи возмущались отсутствием контроля и недостаточной строгостью эксперимента, которые были характерны для многих этологических исследований. Их приводило в ужас отсутствие количественных методов и статистического анализа. Кроме того, они относились с большим сомнением к энергетическим моделям мотивации, которые выдвигали этологи, и к физиологическому подтексту некоторых их формулировок. Отыскать физиологический аналог лоренцевской гидравлической модели оказалось затруднительным.

Наиболее существенным моментом, вызывавшим критику этологии со стороны психологов, была концепция инстинкта. Пред-

ставления ранних этологов о развитии поведения были довольно расплывчатыми. Они считали, что инстинктивная основа поведения доказывается экспериментами с депривацией («метод Каспара Гаузера»), в которых животных выращивали в условиях изоляции; в таких экспериментах животные нередко проявляли многие видоспецифичные поведенческие реакции. Эти опыты и доверие этологов к концепции инстинкта приводили в ярость как бихевиористов, так и приверженцев эпигенетической теории развития поведения. Ранние этологи, интерпретируя результаты депривационных экспериментов, пренебрегали многими внешними и внутренними факторами, которые могли влиять на поведение животных в таких условиях. Психологи указывали, что необходимо учитывать влияние среды в самом широком смысле. Сложное поведение создается в результате взаимодействия множества факторов, и многие из них в депривационных экспериментах никак не контролируются Этим динамическим взаимодействиям, составлявшим сущность поведенческого эпигенеза, в большинстве ранних этологических работ не уделялось никакого внимания.

Критика зоопсихологии

Этологи не могли понять того, что казалось им просто узостью интересов многих зоопсихологов, занимавшихся исследованием научения у крыс. По мнению этологов, в результате одомашнивания и выращивания в необычных условиях крысы утратили многие важные черты своего «естественного» поведения. Психологи изучали формы поведения, которые не имели практически никакого явного приспособительного значения для выживания в природных местообитаниях Как же можно ожидать, что подобные эксперименты дадут сколько-нибудь важные сведения об эволюции поведения и его регуляции? Больным местом большинства зоопсихологов была переоценка роли факторов среды. Этологи не видели, например, никакой возможности понять сложное поведение только что выведшихся взрослых насекомых на основе законов подкрепления.

Пути к сближению

Некоторые проблемы, по которым классические этологи и зоопсихологи расходились во мнениях, никогда не были разрешены полностью. Однако в современной науке о поведении животных достигнуто значительное единство, хотя между представителями разных направлений сохранилось различие в акценте. В отношении таких вопросов, как «проблема врожденного и приобретенного», онтогенез «инстинктивного поведения» и многих

других, по которым вначале существовали разногласия, споры в общем поостыли. Этологи приобрели больший опыт в постановке контролируемых экспериментов, статистическом анализе и создании физиологических моделей Зоопсихологи стали учитывать возможность искажения естественных форм поведения при содержании животных в лаборатории, важность полевых исследований и изучения разнообразных неодомашненных видов.

Представители обеих групп признали, что они делали упор на разные проблемы Стремясь получить ответы на такие широкие вопросы, как эволюция поведения и его функциональное значение, этологи пренебрежительно относились к его развитию и механизмам. Зоопсихологи, усиленно занимаясь контролируемым изучением развития поведения и его механизмов, часто пренебрегали вопросами эволюции и адаптивной функции. Каждая группа критиковала другую за то, что эта другая группа не давала ответов на вопросы, интересующие первую (см гл 1) Постепенно каждая из них стала понимать ценность работ, проводимых другой группой, для выяснения тех или иных вопросов. Изучение «неестественного» лабораторного поведения может быть весьма полезным для понимания всего диапазона возможных реакций данного организма. А полевые исследования, проводимые с минимальным контролем, могут оказаться единственным источником надежных данных относительно роли поведения в адаптации организма к его естественному местообитанию.

В настоящее время иногда бывает трудно отличить сравнительного психолога от этолога, не имея в руках его «личного дела». Такие психологи, как Лотт, Мейсон, Ле Беф, Дали и другие, ведут полевые исследования по общественному поведению. А такие этологи, как Хайнд, ведут контролируемые лабораторные исследования развития поведения у обезьян. Психологи Пинскер и Корнинг изучают поведение беспозвоночных. Этологи Севенстер и Стивенсон-Хайнд исследуют процесс научения в лаборатории, а Эндрью заинтересовался близким к психологии вопросом о роли гормонов в сохранении приобретенных навыков. Работы, посвященные научению, существенны и для этологии, а в психологии резко возрос интерес к изучению «инстинктивного поведения». Это не значит, что исчезли все различия в акценте. Просто эти различия несколько сглаживались, по мере того как этологи и зоопсихологи стали заимствовать кое-что друг у друга и вносить изменения в свои науки в свете новых данных и критических замечаний, поступавших как из собственной области знания, так и извне. В настоящее время для проведения значимой границы между этологией и сравнительной психологией этим наукам надо дать политетические определения, т е. определения, основанные на большом числе признаком (см Jensen, 1970). Простые определения вышли из моды.

ВКЛАД ДРУГИХ ДИСЦИПЛИН

Подчеркивая роль этологии и сравнительной психологии в развитии современной науки о поведении животных, не следует пренебрегать участием в этом развитии ряда других дисциплин.

Физическая антропология

Антропологи издавна занимаются эволюцией человека, и существенную часть этих исследований составляет анализ эволюции его поведения. Вместе с психологами и зоологами антропологи играли ведущую роль в современном взрыве полевых исследований поведения приматов. Антропологи ограничиваются изучением приматов, совершенно не выходя за пределы этого отряда. Однако своими работами по приматам они внесли значительный вклад в развитие современной науки о поведении животных вообще.

Поведенческая экология

Многие зоологи, которых неверно было бы называть этологами, внесли существенный вклад в изучение поведения животных. Энтомологи, ихтиологи, герпетологи, орнитологи и маммологи — это зоологи, занимающиеся изучением соответственно насекомых, рыб, амфибий и рептилий, птиц и млекопитающих. Некоторым представителям каждой из этих областей науки принадлежат классические работы по поведению животных Эти ученые получили подготовку по общей зоологии, и их интересы лежат в области естественной истории животных и их приспособления к среде. Такие работы можно объединить под общей рубрикой «поведенческая экология». Общность интересов этих исследователей и других ученых, занимающихся поведением животных, и сделанный ими вклад в эту область науки заслуживают признания.

Физиология

Развитие физиологических исследований побудило многих начать изучение физиологических коррелятов поведения животных с таких позиций, которые вполне совместимы с другими подходами к его исследованию. Нейрофизиологи сознают важность анализа наблюдаемых в природе форм поведения при исследовании строения и функции центральной нервной системы. Возникла новая область — нейроэндокринология, изучающая взаимодействия гормонов, нервной системы и поведения, в частности репродуктивного поведения, агрессии и стресса.

Другие дисциплины

Важный вклад в развитие науки о поведении животных внесли, хотя и в меньшем объеме, также и представители других областей

науки. Психиатры стремятся найти у животных «аналоги» человеческого поведения. Специалисты по социальной психологии исследуют взаимодействия между особями в сообществах антропоидов и других животных. Ветеринарные врачи и работники зоопарков, заботящиеся о здоровье и размножении своих подопечных, тоже получили много ценных данных. Существенный вклад внесли и специалисты в различных областях сельского хозяйства — по птицеводству, молочному хозяйству, животноводству. Самостоятельной наукой постепенно становится «этология человека», привлекающая к себе лиц, специализировавшихся в области психологии развития и социальной психологии, образования, а также поведения животных.

НАУКА О ПОВЕДЕНИИ ЖИВОТНЫХ СЕГОДНЯ

В результате совместных усилий специалистов по разным дисциплинам возникла современная наука о поведении животных. Об этом можно судить по периодическим изданиям, научным обществам и исследованиям, проводимым в разных областях. Ряд научных обществ — Animal Behavior Society в США, Association for the Study of Animal Behaviour в Англии и International Ethology Conference — проводят регулярные конференции, в которых принимают участие ученые с самой различной подготовкой. Journal of Comparative and Physiological Psychology стал более доступен зоологам, а журналы, составлявшие главный оплот этологии, — Behaviour, Animal Behaviour, Zeitschrift für Tierpsychologie — были открыты для широкого круга ученых. Возник целый ряд новых научных журналов: Applied Animal Ethology, Behavioural Processes, Behavior Genetics, Behavioural Biology, Animal Learning and Behavior, Primates и Biology of Behaviour.

Несмотря на то что в разных науках в центре внимания попрежнему находятся различные проблемы, синтетическое направление, в котором гармонично взаимодействуют специалисты с различной подготовкой, по-видимому, достигло зрелости.

КРАТКИЕ ВЫВОДЫ

Классическая этология была создана группой европейских зоологов, которые придавали особое значение изучению инстинкта и эволюции у широкого круга видов, особенно у насекомых, рыб и птиц. Ими была разработана классическая этологическая модель непосредственных причин того или иного поведения. Классическая этология достигла наивысшей точки своего развития в пятидесятых годах.

Зоопсихология зародилась в XX веке и вначале занималась широким изучением различных форм поведения у самых разных видов, однако позже главное место в ней заняла проблема науче-

ния, а главным объектом стали белые крысы. Сравнительное направление поддерживалось небольшим числом настоящих сравнительных психологов

В пятидесятых годах этологи и зоопсихологи стали взаимодействовать друг с другом, причем это началось с жестокой взаимной критики. В конце концов многие проблемы, по которым этологи и зоопсихологи расходились во мнениях, были разрешены, так что этологи, зоопсихологи и другие специалисты могли совместно присупить к созданию современной науки о поведении животных.

В настоящее время изучение поведения животных находится в фазе динамичного роста, отражающего взаимодействие ученых многих различных специальностей

Глава 3

ВИДЫ ЖИВОТНЫХ, ИХ ПРИРОДА, СИСТЕМА КЛАССИФИКАЦИИ И ЭВОЛЮЦИЯ

Этой главой мы завершаем вводную часть книги. При сравнительном исследовании поведения нам приходится иметь дело с разными видами животных, и необходимой предпосылкой сравнительного подхода служит понимание того, что такое виды животных и как протекает их эволюция. Имея общее представление об основных принципах эволюции, мы получим возможность затрагивать эволюцию поведения в большинстве разделов этой книги. Наиболее подробно эволюция поведения будет рассмотрена в пятой части, а его приспособительный характер — в шестой части. Эта глава посвящена природе видов животных, их классификации и эволюции, которая рассматривается и как история возникновения видов, и как процесс.

ВИДЫ ЖИВОТНЫХ

Дать определение вида труднее, чем это может показаться. Большинство из нас привыкло к морфологической, или структурной, концепции вида. Мы считаем данную птицу голубой сойкой, а не кардиналом потому, что она больше похожа на других птиц, которых мы относим к группе «голубая сойка», чем на тех, которых относят к группе «кардинал» Однако морфологическая концепция вида сталкивается с затруднениями. Главная проблема состоит в том, что зачастую особи, внешне сильно отличающиеся друг от друга, на самом деле принадлежат к одному виду. Нередко особи разного пола резко различаются по внешним признакам, по этой причине ранние систематики во многих случаях относили к разным видам самцов и самок, которые, как нам теперь известно, принадлежат к одному виду У кардинала, кассика и кряквы особи разного пола сильно различаются по внешности (половой диморфизм). Кроме того, существуют и различия между разными возрастными стадиями. Как нам поступать с лягушкой и головастиком или с разными стадиями у других видов, развитие которых сопровождается метаморфозом, если мы будем пытаться придерживаться морфологической концепции?

Ввиду затруднений, возникающих при опоре на морфологическую концепцию вида, большинство биологов использует теперь «биологическую» концепцию. Согласно этой концепции, вид можно определить как группу организмов, способных в естественных условиях свободно скрещиваться между собой, но не с животными,

принадлежащими к другим группам. По существу, это означает, что виды определяют по их репродуктивному поведению и способности к размножению, а не по внешним признакам. Животные принадлежат к одному и тому же виду, если они способны свободно скрещиваться в природе. Известно немало случаев, когда животные, относящиеся к разным видам, могут скрещиваться друг с другом в неволе, но не скрещиваются в природе. Такие виды считаются «хорошими». Тигров и львов, например, скрещивают в неволе, получая гибридов. Однако, судя по имеющимся данным, в тех областях Индии, где эти виды существовали вместе, они не скрещивались между собой, и гибридов в природе не находили.

Есть свои затруднения и при использовании биологической концепции вида Эту концепцию трудно или даже невозможно применить при работе с ископаемыми формами или с формами, размножающимися бесполым путем (см. Scudder, 1974). К счастью, в последнем случае вследствие своего способа размножения представители одних и тех же возрастных или половых групп в пределах каждого вида обладают близким сходством, а это позволяет воспользоваться морфологическими признаками для определения видов.

Популяционное или типологическое мышление?

Одним из основных факторов в перестройке современной биологии была замена «типологического мышления» «популяционным мышлением». При типологическом мышлении отдельные события рассматриваются как примеры или отображения некоего идеала. Отдельные события имеют значение лишь постольку, поскольку они представляют некоторую застывшую неизменную идею. Изменчивость рассматривается как «шум» или «случайные неточности» в реальном выражении данного идеала.

Популяционный подход почеркивает уникальность всего, относящегося к органическому миру, и тем самым диаметрально противоположен подходу типологическому. Каждый организм или иная биологическая «отдельность» представляет собой продукт единственного в своем роде сочетания генетических и средовых факторов. Изменчивость, наблюдаемая у различных организмов, которые мы относим к одной и той же группе, столь же реальна, столь же важна и потенциально столь же интересна, как и черты сходства, заставившие нас поместить эти организмы в одну группу. Статистические средние рассматриваются как абстрактные характеристики биологической изменчивости, а не как реальные сущности. Для типолога реален тип, а изменчивость — всего лишь иллюзия, тогда как для популяциониста тип — это абстракция, а реальна только изменчивость. «Трудно представить себе более различные взгляды на природу» (Mayr, 1963, p. 5).

Для типологов характерны такие выражения, как «крыса» или «собака», тогда как популяционисты предпочитают говорить о «крысах» или «собаках» Лучше пользоваться множественным числом, чтобы свести к минимуму неосознанное привнесение типологического подхода. Мы изучаем научение у «крыс», а не у «крысы», кроме тех случаев, когда исследование проводится всего лишь на одной особи.

Важность популяционного мышления становится очевидной, когда мы рассматриваем популяции, изменчивость, приспособленность и наследственность. Здесь полезно напомнить читателю, что вид, подобно статистической средней, — не более чем абстракция. В пределах видов существует изменчивость, точно так же как она существует в группах разных видов, хотя на границах между видами градиент изменчивости выражен несколько более резко. Для того чтобы получить полное представление о видах и их поведении, нужно рассматривать не только сходства и различия между видами, но также природу сходств и *индивидуальных различий* в пределах видов. Индивидуальные различия — не случайные неточности, как это часто принимают при статистическом анализе. Каждый организм уникален; индивидуальные различия реальны, и их необходимо учитывать при изучении поведения.

Механизмы репродуктивной изоляции

Как мы уже говорили, вид — это группа организмов, скрещивающихся в природе друг с другом, но не с представителями других видов. Механизмы, предотвращающие скрещивание между особями разных симпатрических видов (т. е. видов, обитающих в одной и той же области), называют «механизмами репродуктивной изоляции». Их можно определить как «биологические свойства особей, которые препятствуют скрещиванию между действительно или потенциально симпатрическими популяциями» (Mayr, 1963, p. 91). «Механизмы, в репродуктивном отношении изолирующие один вид от другого, следует, возможно, считать наиболее важным комплексом атрибутов отдельного вида, поскольку они, по определению, служат видовыми критериями» (Mayr, 1963, p. 89).

Существует целый спектр механизмов, обеспечивающих репродуктивную изоляцию между видами. Наиболее очевидный из них — межвидовая стерильность; многие виды изолированы друг от друга потому, что сперма одного вида не способна оплодотворять яйца другого Однако репродуктивная изоляция часто бывает гораздо сложнее Кряква (*Anas platyrhynchos)* и шилохвость (*Anas acuta*) относятся к самым обычным североамериканским видам уток и в неволе дают плодовитое потомство при скрещиваниях самых различных типов (в F_1, в F_2, при возвратных скрещиваниях и т. п.). Хотя утки этих двух видов могут гнездиться в природе

бок о бок, гибриды между ними обычно не встречаются. Помимо простой географической изоляции существует много факторов, которые могут препятствовать скрещиванию потенциально интерфертильных видов в природных условиях.

В табл. 3.1 дана классификация такого рода изолирующих механизмов. Различают три главных класса таких механизмов: докопуляционные, копуляционные и послекопуляционные. Существует целый ряд факторов, которые могут препятствовать попыткам спаривания между особями разных видов (докопуляционные механизмы). Если особи размножаются в разные годы, в разное время года, в разное время суток или в разных частях своего местообитания, то они никогда не будут встречаться в период размножения и, следовательно, не будут скрещиваться, даже если они симпатричны (сезонная и биотопическая изоляция). В некоторых случаях особи встречаются, но не делают попыток к спариванию. Нередко отсутствие попыток к спариванию бывает обусловлено несоответствием между брачным поведением и реакциями на него; поэтому такого рода изоляцию можно назвать этологической изоляцией.

Таблица 3.1

Классификация механизмов репродуктивной изоляции

1. Докопуляционные механизмы (механизмы, предотвращающие попытки к спариванию)
   а. Биотопическая изоляция (потенциальные партнеры не спариваются, так как предпочитают различные микроместообитания)
   б. Сезонная изоляция (потенциальные партнеры не спариваются, так как размножаются в разное время года)
   в. Временнáя изоляция (потенциальные партнеры не спариваются, так как спаривание у них приурочено к разному времени суток)
   г. Этологическая изоляция (потенциальные партнеры не спариваются вследствие избирательной реактивности или избирательных предпочтений в отношении брачных сигналов, подаваемых особями своего вида)
2. Копуляционные механизмы (механизмы, действующие в период спаривания)
   а. Механическая изоляция (попытки к спариванию оказываются безуспешными из-за несоответствия в строении половых органов)
   б. Нейроэндокринная изоляция (осеменение происходит, но решающих нейроэндокринных реакций не возникает)
   в. Гибель гамет (осеменение происходит, но сперматозоиды не могут выжить в той среде, в которую они попадают)
3. Постзиготические механизмы (механизмы, снижающие успешность межвидовых скрещиваний
   а. Гибель зигот (яйца оплодотворяются, но зиготы нежизнеспособны)
   б. Нежизнеспособность гибридов (из зиготы развивается гибридная особь с пониженной жизнеспособностью)
   в. Стерильность гибридов (гибриды F_1 вполне жизнеспособны, но частично или полностью стерильны)

К изолирующим механизмам, непосредственно связанным с копуляцией, относятся механическая изоляция, нейроэндокринная изоляция и гибель гамет. В первом случае делаются попытки к

копуляции, но осеменения не происходит. Часто это связано с тем, что строение половых органов препятствует осеменению, т. е. между половыми органами попросту нет должного соответствия (механическая изоляция). У многих видов копуляция должна не только обеспечивать осеменение, но и вызывать у самки необходимые нейроэндокринные рефлекторные реакции. Эти реакции в свою очередь индуцируют овуляцию или подготовку матки к имплантации яйца (см. табл. 12.2) Виды могут оставаться изолированными, даже если осеменение происходит, но не может вызвать тех нейроэндокринных реакций, которые возникают в ответ на половую стимуляцию надлежащего типа и интенсивности, обычно исходящую от самца данного вида. Это можно назвать «нейроэндокринной изоляцией» (см. Gray, Kenney, Dewsbury, 1977) Репродуктивная изоляция, обусловленная гибелью гамет, создается в тех случаях, когда осеменение происходит, но сперма не может выжить в той среде, в которую она попадает в половых путях самки другого вида

К постзиготическим изолирующим механизмам относятся гибель зигот (образовавшиеся в результате оплодотворения зиготы нежизнеспособны), нежизнеспособность гибридов (пониженная вероятность выживания гибридного потомства) и стерильность гибридов (полная или частичная стерильность гибридных потомков или неполноценность потомков этих последних).

Активность, связанная с «ухаживанием», спариванием, выведением потомства и заботой о нем, может потребовать значительных затрат энергии и ресурсов; кроме того, в этот период возрастает риск оказаться жертвой хищников Потомки от межвидовых скрещиваний почти всегда бывают в том или ином отношении слабее в конкуренции с потомками от внутривидовых скрещиваний. Поэтому действие эволюционных факторов, по-видимому, направлено на создание изолирующих механизмов, которые начинали бы действовать как можно раньше при любой встрече особей, потенциально способной привести к их размножению. Предотвратить спаривание на основе несоответствия в поведении при ухаживании гораздо экономнее, чем допустить возникновение стерильных гибридов в результате такого спаривания.

ТАКСОНОМИЯ

Таксономия занимается определением, наименованием и классификацией животных. Каждый вид имеет собственное научное название, состоящее из двух латинских слов, — так называемая биномиальная система номенклатуры. Название рода и вида всегда выделяется курсивом, причем первое слово, обозначающее род, пишется с заглавной буквы, а второе, обозначающее вид, — со строчной (например, *Rattus norvegicus, Homo sapiens*). После пер-

вого упоминания в данном тексте родовое название можно сокращать до первой буквы (например, *R. norvegicus*), если оно не перемежается с названием какого-либо другого рода, начинающимся с той же буквы

Большинство видов помимо научного названия имеет еще одно или несколько обычных (тривиальных) названий. В некоторых случаях тривиальное название может быть таким же надежным, как и научное (так, например, существует только один вид львов). Однако во многих случаях использование тривиальных названий создает большую путаницу, так как эти названия часто различаются в разных областях земного шара и бывают далеко не однозначными. Существуют, например, сотни видов «крыс» и «мышей»; называя данного грызуна крысой или мышью, мы даем представление скорее о величине животного, чем о его таксономическом положении: например, древесная крыса (*Neotoma albigula*) находится в более близком родстве с хлопковым хомячком (*Peromyscus gossypinus*), чем с серой крысой (*Rattus norvegicus*) или с хлопковой крысой (*Sigmodon hispidus*). Во Флориде «гофером» называют одну из черепах, а в Техасе — одного грызуна.

Виды и роды — всего лишь две низшие таксономические категории в сложной иерархической системе, принятой во всем мире для классификации животных. Эта иерархия состоит из следующих основных уровней или категорий (снизу вверх): вид, род, семейство, отряд, класс, тип и царство Более широкие таксономические категории (например, тип) можно называть категориями более «высокого» ранга, чем менее широкие (например, род). На высших таксономических уровнях классификация носит несколько более произвольный характер, чем на уровне видов: одни систематики могут «объединять» те группы, которые другие «дробят».

В табл. 3.2 приведен весьма неполный перечень таксонов животных (группы животных различного таксономического ранга). Назначение этой таблицы — дать учащемуся общее представление о системе классификации и о месте, занимаемом в ней различными животными, которые будут упоминаться в дальнейшем изложении. Главное внимание в ней уделяется млекопитающим, и в особенности приматам. Табл 3 2 ни в коем случае нельзя рассматривать как полную систему животного царства; такие системы читатель может найти в большинстве вводных курсов зоологии.

Общее число видов оценивают по-разному, но возможно, что их около двух миллионов. Не менее половины всех видов составляют членистоногие, которым в табл. 3 2 уделена только одна строка. Млекопитающих всего лишь 5000—6000 видов. Однако большая часть работ по сравнительному анализу поведения, и особенно по сравнительной психологии, касается позвоночных (см., например, рис. 2.5): мы видим мир глазами позвоночного.

ЭВОЛЮЦИЯ КАК ИСТОРИЯ

Хорошая таксономическая система должна соответствовать истории ветвления эволюционного дерева. Восстановление эволюционной истории — задача нелегкая, поскольку большая ее часть происходила до появления человека. Чтобы воссоздать правдоподобную картину главных этапов эволюции, зоологи используют данные палеонтологии, сравнительной морфологии и зоогеографии, а также анатомии, физиологии, генетики, эмбриологии, экологии и этологии.

Возможная эволюция Eutheria (плацентарных млекопитающих) в целом представлена на рис. 3.1. Эволюционную историю удобнее всего изображать в виде дерева. От исходной группы животных, отображаемой в виде ствола, с течением времени отходят многочисленные ветви, которые постепенно дивергируют и в конце концов образуют множество разнообразных видов. Так, основной ствол плацентарных млекопитающих, по-видимому, берет начало от насекомоядных — отряда, к которому относятся землеройки, кроты и ежи. Как ветви, расходящиеся в разные стороны от ствола насекомоядных, возникли грызуны, хищные, приматы и другие отряды плацентарных. Линии, ведущие к грызунам, хищным и приматам, шли от насекомоядных независимо. Ни один грызун не был предком какого-либо хищного или примата. Таким пред-

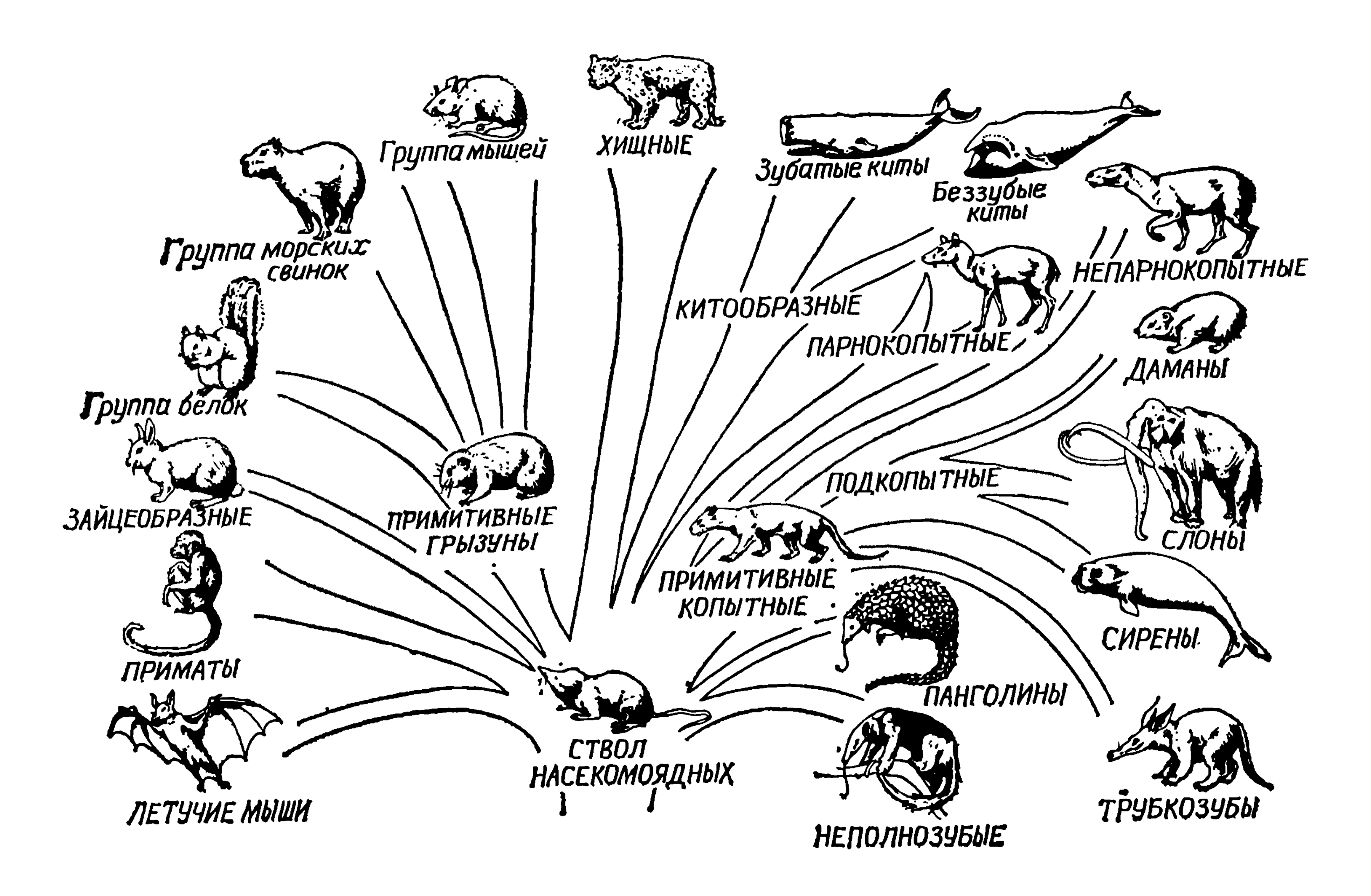


Рис. 3.1. Схема возможной эволюции плацентарных млекопитающих (Eutheria). (Romer, 1962.)

Таблица 3.2

Неполный, выборочный перечень групп, образующих царство животных

Тип Protozoa — бесклеточные организмы (например, *Paramecium, Amoeba*).
Тип Porifera — губки
Тип Coelenterata — полипы и медузы
Тип Platyhelminthes — плоские черви, в том числе планарии
Тип Mollusca — моллюски (например, улитки, двустворчатые моллюски, осьминоги)
Тип Annelida — кольчатые черви (например, дождевые черви)
Тип Arthropoda — членистоногие (например, пауки, ракообразные, насекомые)
Тип Echinodermata — иглокожие (например, морские ежи, морские звезды)
Тип Chordata — хордовые; животные с центральной нервной системой в виде единой спинной трубки
Подтип Urochordata — асцидии
Подтип Cephalochordata — ланцетники (*Amphioxus* и др.)
Подтип Vertebrata — позвоночные
Класс Chondrichthyes — рыбы с хрящевым скелетом (например, акулы)
Класс Osteichthyes — костные рыбы (например, карп)
Класс Amphibia — земноводные (например, лягушки, жабы, тритоны)
Класс Reptilia — пресмыкающиеся (например, черепахи, ящерицы, змеи, крокодилы)
Класс Aves — птицы
Класс Mammalia — млекопитающие; теплокровные животные, обычно покрытые шерстью
Подкласс Prototheria — яйцекладущие млекопитающие
Отряд Monotremata — однопроходные (например, утконос и ехидна)
Подкласс Theria — живородящие млекопитающие
Инфракласс Metatheria — сумчатые
Отряд Marsupialia (например, опоссум, кенгуру)
Инфракласс Eutheria — плацентарные млекопитающие
Отряд Insectivora — насекомоядные (например, кроты, землеройки)
Отряд Dermoptera — шерстокрылы
Отряд Chiroptera — летучие мыши
Отряд Edentata — неполнозубые (например, ленивцы, муравьеды, броненосцы)
Отряд Pholidata — панголины
Отряд Rodentia — грызуны (например, крысы, мыши, шиншиллы)
Отряд Lagomorpha — зайцы, кролики, пищухи
Отряд Primates — приматы
Подотряд Prosimii — полуобезьяны (например, лемуры, долгопяты)
Подотряд Anthropoidea — обезьяны (или высшие приматы)
Надсемейство Ceboidea — цепкохвостые обезьяны и др. (например, капуцины)
Надсемейство Cercopithecoidea — мартышки и др.
Надсемейство Hominoidea — гиббоны, орангутаны, шимпанзе и человек
Семейство Pongidae — человекообразные обезьяны

Продолжение

Семейство Hominidae — гоминиды
Род *Homo*
Вид *sapiens*
Отряд Cetacea — китообразные (например, киты и дельфины),
Отряд Carnivora — хищные (например, собаки, кошки и медведи)
Отряд Pinnipedia — ластоногие (например, тюлени)
Отряд Tubulidentata — трубкозубые
Отряд Proboscida — хоботные (слоны и мастодонты)
Отряд Hyracoidea — даманы
Отряд Sirenia — сиреновые (морские коровы и ламантины)
Отряд Perissodactyla — непарнокопытные (например, лошади)
Отряд Artiodactyla — парнокопытные (например, свиньи и овцы)

ком было какое-то насекомоядное, возможно, сильно отличавшееся от большинства ныне живущих насекомоядных.

На рис. 3.2 дана более широкая картина эволюционной истории животных. Здесь тоже бросается в глаза сходство с деревом. Хотя, например, на линии, ведущей к млекопитающим, находятся рыбы, это были не широко распространенные ныне костистые рыбы, а филогенетически более древняя группа. Ни одна костистая рыба не была предком человека.

Понимание аналогии с деревом и «ветвящегося» характера процесса эволюции имеет важное значение при сравнительном изучении видов. Совсем иным является представление о scala naturae, или линейной системе видов (Hodos, Campbell, 1969). Было бы неразумным расположить все виды в один ряд, поместив одни виды у вершины, а другие — у основания. Шкала видов может быть основана на размерах тела, весе мозга, интенсивности метаболизма или на любом другом признаке, подверженном непрерывной изменчивости, однако ни одна такая шкала сама по себе не отражает процесса филогении. Хотя рыбы филогенетически древнее приматов (рис. 3.2), мы не вправе называть их «низшей», а приматов — «высшей» группой. Говоря о «низших» и «высших» формах, мы подразумеваем одномерную шкалу, а она, как мы видим, не может точно отражать эволюционную историю. Подобным же образом виды животных нельзя считать «низшими» по отношению к человеку («subhumans»); это просто «другие виды» («nonhumans»), а виды, не относящиеся к приматам, — это просто «не-приматы», но не «субприматы». Не существует единой филогенетической шкалы. Вертикальное измерение филогенетического дерева отображает время, а не «высоту».

ЭВОЛЮЦИЯ КАК ПРОЦЕСС

В наше понимание процессов эволюции огромный вклад внесли два выдающихся ученых XIX века — Чарлз Дарвин и Грегор

Рис. 3.2. Схема возможного происхождения различных групп животных. (Young, 1950.)

Мендель. Дарвин создал фундаментальную теорию естественного отбора и эволюции видов, а Мендель заложил основы генетики. На протяжении удивительно долгого времени после этих работ Дарвина и Менделя эволюционная теория и генетика развивались относительно независимо друг от друга. Положение изменилось в тридцатых годах XX века, когда Р. Фишер, Сьюэлл Райт и Дж. Холдейн разработали так называемую «современную синтетическую теорию эволюции». Основные положения этой теории, принимаемые большинством биологов, послужат нам основой для рассмотрения процесса эволюции.

Основные понятия генетики

Прежде чем перейти к рассмотрению эволюционных процессов, полезно будет изложить некоторые генетические концепции. При этом предполагается, что читатель уже встречался с этим материалом, так что здесь дается всего лишь краткий обзор. В противном случае читателю, возможно, придется обратиться к элементарному учебнику общей биологии или генетики.

Гены. Для наших целей достаточно определить гены как основные корпускулярные функциональные единицы наследственности. В настоящее время нам известно (хотя этот факт и несуществен для самого понятия «ген»), что заключенная в генах информация закодирована последовательностью нуклеотидов в макромолекулах дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК).

Хромосомы. Это небольшие структуры, которые лежат в клеточных ядрах и в которых находятся гены.

Гаметы. Гаметами называют специализированные половые клетки — сперматозоиды и яйцеклетки.

Локус. Локусом называют местоположение, или «адрес», гена в хромосоме. Обычно данный ген всегда занимает один и тот же участок в определенной хромосоме.

Аллель. Это определенная форма данного гена, отличающаяся от других его форм, или аллелей. Альтернативные аллели данного гена находятся в одном и том же локусе (но не одновременно) и обычно оказывают различное действие на развитие организма и его функционирование.

Диплоидное число — число хромосом, содержащееся в каждой клетке организма, за исключением гамет, у видов с половым размножением. Диплоидное число одинаково у всех нормальных представителей данного вида (например, 46 у человека, 42 у белой крысы, 8 у плодовой мушки). Если не считать половых хромосом у некоторых организмов, хромосомы представлены в клетке парами; члены каждой пары называются гомологами. Один из гомологов организм получает от матери, а другой — от отца. Гомологичные хромосомы обычно неразличимы под микроскопом.

Гаплоидное число хромосом равно половине диплоидного числа. У организмов с половым размножением гаплоидное число хромосом содержится в каждой нормальной гамете. Оно равно числу хромосомных пар, содержащихся в соматических клетках (23 у человека, 21 у белой крысы, 4 у плодовой мушки).

Расщепление. Это процесс, происходящий при образовании гамет, во время мейотического деления клеток: гомологичные хромосомы, составляющие каждую пару, расходятся, так что каждая нормальная гамета получает один полный набор хромосом, т. е. гаплоидное их число.

Распределение. При образовании гамет гены, локализованные в той или иной хромосоме, распределяются независимо от генов, находящихся в других хромосомах. Таким образом, гены, получаемые от матери и находящиеся в хромосоме А, могут с равной вероятностью попасть в гамету вместе с материнскими или с отцовскими генами, которые находятся в какой-то другой хромосоме В.

Кроссинговер (или перекрест). Кроссинговером называют обмен генетическим материалом между гомологичными хромосомами во время формирования гамет. В результате кроссинговера изменяется генный состав хромосом; поэтому основными единицами наследственности следует считать не хромосомы, а гены.

Мутация. Это изменение в генетическом материале данного организма, т. е. в его ДНК.

Популяция. Популяцией называют группу организмов, принадлежащих к одному и тому же виду и занимающих определенное пространство в определенное время.

Генофонд — совокупность всех генов, имеющихся в данной популяции.

Частота гена. Так называют долю генов определенного типа в генофонде, а следовательно, и относительную встречаемость генов этого типа в популяции.

Равновесие Харди — Вейнберга. При равновесии Харди — Вейнберга частоты разных генов в генофонде остаются постоянными из поколения в поколение. Это имеет место в популяции, в которой происходит свободное (случайное) скрещивание, все генотипы обладают одинаковой жизнеспособностью и одинаковым репродуктивным потенциалом, а мутационный процесс отсутствует.

Естественный отбор

Кратко рассмотрев ряд основных генетических понятий, мы можем перейти к центральной концепции эволюционного мышления — к представлению о естественном отборе.

Природа естественного отбора. Естественный отбор можно определить как процесс, приводящий к неравному участию особей с различными генотипами в создании следующего поколения. Суть

естественного отбора состоит в том, что представительство разных генов в генофонде следующего поколения статистически смещено в пользу некоторых генов. Уилсон (Wilson, 1975, p. 3) сформулировал соотношение между естественным отбором, расщеплением, независимым распределением генов и отдельным организмом следующим образом:

«Естественный отбор — это процесс, в результате которого определенные гены оказываются представленными в последующих поколениях с большей частотой, чем другие гены, занимающие те же хромосомные локусы. При образовании новых половых клеток, происходящем в каждом поколении, эти гены-победители разделяются, а затем вновь объединяются для создания новых организмов, у которых средняя частота этих генов выше. Однако отдельный организм — лишь носитель этих генов, часть сложного механизма, предназначенного для того, чтобы сохранять и распространять их с наименьшими биохимическими пертурбациями. Знаменитый афоризм Сэмюэля Батлера, что курица — это лишь способ, которым яйцо производит другое яйцо, был модернизирован: организм — это лишь способ, которым ДНК производит новые количества ДНК».

Доукинс (Dawkins, 1976) заходит так далеко, что рассматривает организмы как *машины для выживания*, изобретенные и управляемые генами в их борьбе за сохранение и представительство в генофонде.

Для того чтобы естественный отбор мог действовать, в популяции должны существовать 1) генетическая изменчивость и 2) условия, при которых особи с различными генотипами обладают неодинаковой способностью вносить свои гены в генофонд следующего поколения.

Источники изменчивости. Материал для естественного отбора в конечном счете поставляют *мутации* — изменения, возникающие в субстрате наследственности, т. е. в ДНК. Обычно мутация — событие относительно редкое; частоту мутирования оценивают величиной 10^{-5}—10^{-6}. Некоторые факторы, в том числе рентгеновские лучи и некоторые химические вещества, значительно повышают частоту мутаций. Мутации можно рассматривать как ненаправленные и, по существу, случайные события. Сами по себе они не обеспечивают повышения приспособленности организмов к среде. Поскольку организмы — это весьма совершенные продукты естественного отбора, а мутации носят случайный характер, большинство мутаций оказывает вредное действие.

В то время как изменчивость самого генетического материала обусловлена мутационным процессом, различия между особями данной популяции зависят отчасти от сочетаний отдельных генов, имеющихся у разных организмов. Такие сочетания возникают в основном в результате полового размножения. Естественный отбор вызывает изменения генных частот, воздействуя на организмы в целом.

Типы отбора. Существует немало способов, при помощи которых гены отдельных особей получают относительно большее пред-

ставительство в генофонде следующего поколения. Главная проблема для каждого организма состоит в том, чтобы выжить. В большинстве случаев для того, чтобы размножаться, организмы должны выживать. Некоторые организмы лучше других способны использовать свое местообитание и его ресурсы, в том числе потенциальную пищу и убежища, для того чтобы выжить. Лучшее выживание может быть обусловлено умением избегать хищников или способностью противостоять им, а также паразитам и разнообразным изменениям условий среды (таким, как резкие колебания температуры, засуха, повышение уровня химических загрязнений). Именно эту форму отбора на выживание Дарвин рассматривал как самую суть естественного отбора, и она, возможно, до сих пор остается главной в восприятии большинства читателей (Mayr, 1972).

Для Дарвина половой отбор был процессом, в корне отличным от естественного отбора. Это был отбор, основанный на размножении, а не на выживании. Дарвин считал половой отбор ответственным за некоторые из наиболее резких различий между полами (например, яркая окраска, бóльшие размеры тела, особый характер песни у самцов). Последующий пересмотр определения естественного отбора, в котором главный упор сейчас делается на дифференциальное размножение генотипов, привел к тому, что половой отбор можно теперь рассматривать как одну из форм естественного отбора. Половой отбор — это та форма естественного отбора, которая непосредственно связана с дифференциальным размножением, т. е. неодинаковыми шансами на нахождение и привлечение брачного партнера, спаривание, оплодотворение и выведение потомства. Вслед за Гексли (Huxley, 1938) принято различать два типа полового отбора. В основе *эпигамного отбора* лежит выбор самками и самцами брачных партнеров. Примером такого отбора служит выбор самкой определенного самца за его мощные рога или яркую окраску. *Интрасексуальный отбор* основан на взаимодействиях между животными одного пола, обычно между самцами. Примером интрасексуального отбора служит конкуренция между самцами за определенный участок в местах размножения. Фактически разные формы отбора перекрываются и не имеют четких границ; например, данный участок может обладать лучшими пищевыми ресурсами (отбор на выживание), будучи при этом более привлекательным для самок (половой отбор).

Другие факторы, приводящие к различиям в частотах генов. Следует отметить, что естественный отбор — не единственный процесс, способный вызывать изменения частоты генов. Уилсон (Wilson, 1975) перечисляет четыре других источника «микроэволюционных» изменений:

1. Мутационное давление. Дифференциальная частота мутирования в пользу одного аллеля может в редких случаях приводить к изменениям частоты генов.

2. Мейотический драйв. Изредка создаются условия, при которых один аллель может обладать преимуществом по сравнению с другими вследствие дифференциального включения гомологичных хромосом в гаметы, образующиеся при мейозе.

3. Дрейф генов. Дрейфом генов называют возникновение отклонений в генных частотах в результате одних лишь случайных факторов, в частности в результате ошибок выборки. Дрейф генов играет особенно большую роль в малых популяциях или же в новых популяциях, основанных несколькими особями.

4. Поток генов. Это обмен генами между разными популяциями одного вида, главным образом за счет миграции особей.

Хотя все эти четыре фактора могут изменять частоты генов в популяциях, главной эволюционной силой остается естественный отбор.

Телеология и ламаркизм. Большинство биологов согласно в том, что дифференциальное размножение, связанное с генотипом и происходящее в результате действия описанных выше механизмов, представляет собой единственный путь к достижению наилучшей приспособленности организмов к среде. Некоторые ученые высказывали мнение, что изменения генотипа могут предвосхищать будущие сдвиги в окружающей среде. Другие полагали, что эти изменения направляются условиями среды. Обе точки зрения телеологичны и в настоящее время отвергнуты. Мутирование в своей основе процесс случайный, среда «формирует» организм лишь в том смысле, что условия среды допускают дифференциальное размножение, зависящее от генотипа. Не существует никакой внутренней «направленности» к «высшим» формам или к более «сложным» структурам. Естественный отбор действует путем дифференциального размножения генотипов.

Хотя здесь мы подчеркиваем роль наследственности, чтобы облегчить понимание эволюционных процессов, не следует недооценивать роль среды. Гены и среда взаимодействуют при создании каждого организма, и изучению факторов среды в дальнейшем будет уделено все то внимание, которого они заслуживают. Среда, безусловно, играет важную роль в развитии индивидуального организма; однако Ламарк сделал один шаг дальше, высказав мнение, что факторы среды изменяют генетический материал и что поэтому приобретенные признаки могут передаваться по наследству. Представление о наследовании приобретенных признаков, или ламаркизм, теперь почти нигде не находит признания.

Уровень действия естественного отбора. В принципе естественный отбор мог бы действовать на многих уровнях (например, на уровне отдельной особи, популяции или вида). Представления о том, что естественный отбор действует на группы особей, придерживаются многие ученые, однако наиболее систематично оно разработано Уинн-Эдвардсом (Wynne-Edwards, 1962). Самым спорным пунктом в рассуждениях Уинн-Эдвардса была мысль о том,

что в известных условиях особи сокращают размножение на благо всей группы. По его мнению, возникновение территориального поведения (см. гл. 6) и эпидейктических демонстраций (особые формы поведения, дающие возможность другим членам данной популяции оценить ее плотность) обусловлено тем, что они позволяют некоторым особям сократить размножение, когда создается угроза чрезмерной эксплуатации ресурсов среды. Уинн-Эдвардс обращает, например, внимание на то, что многие виды птиц размножаются в колониях, но при этом каждая пара занимает отдельный участок определенной величины. Лишь некоторая часть местообитания используется для размножения. Если какой-либо птице не удается занять гнездовый участок в пределах этой области, то она вовсе не размножается в данном сезоне, хотя наблюдателю и может показаться, что близлежащие участки вполне пригодны в качестве мест для размножения. Суть взглядов, высказываемых Уинн-Эдвардсом, состоит в том, что в ситуациях, подобных такому отказу от размножения у колониальных птиц, поведение используется для ограничения числа птиц, могущих размножаться в данном году. По достижении известного предела плотности остальные птицы жертвуют размножением «на благо группы в целом». Популяции, прибегавшие к такому поведению ранее, достигали успеха, и благодаря этому их гены сохранялись. Можно предполагать, что другие группы не сумели сократить размножение, когда эксплуатация таких ресурсов, как пища, приблизилась к пределу, чрезмерно размножились и вымерли. Таким образом, влияние естественного отбора на выживание разных групп, очевидно, носит дифференцированный характер. Согласно принципам *группового отбора*, поведение, не соответствующее интересам репродуктивной функции отдельной особи, будет сохраняться естественным отбором, если оно направлено на благо группы в целом.

Высказывания Уинн-Эдвардса навлекли на него огонь критики со стороны биологов, большинство которых отвергает его взгляды. Классическим примером такого рода критики служат замечания Дж. К. Уильямса (G. C. Williams, 1966). Как уже говорилось, отбор, по общему мнению, действует на уровне отдельной особи. Естественный отбор — это дифференциальное размножение отдельных генотипов. Допустим, что какая-то особь действительно воздержалась от размножения в интересах группы в целом. Как мог бы происходить отбор, направленный на сохранение такого поведения? Если данные особи не размножаются, то те их гены, которые обусловливают это поведение, направленное против интересов отдельных особей, должны подвергаться отрицательному, а не положительному отбору. Отбор, по-видимому, сохраняет те приспособления, которые максимизируют успех размножения данной особи на протяжении всей ее жизни. В описанном выше случае, когда птицы воздерживаются от спаривания, дело, возможно,

состоит в том, что попытки размножаться на периферических участках создают какие-либо серьезные осложнения, например большую опасность нападения хищников. Организм, воздерживающийся от размножения в текущем году, на следующий год может оказаться более способным к успешному размножению, чем тот, который предпринял попытку, закончившуюся неудачей. Хотя тенденция к воздержанию от размножения может показаться «жертвой», возможно, что на самом деле это лишь часть длительной стратегии, направленной на максимальный успех размножения. Уилсон (Wilson, 1975) считает, что в определенных редких случаях групповой отбор мог бы действовать. Такие условия, однако, создаются достаточно редко, и поэтому мы здесь примем, что отбор действует на уровне отдельных особей.

Здесь полезно еще раз повторить одно высказанное ранее замечание. Насколько мы можем судить, решение особи о том, нужно или не нужно размножаться, — не результат осознанного выбора. Оно принимается потому, что естественный отбор благоприятствует сохранению генов, которые в обычной для данного вида среде детерминируют развитие организмов, ведущих себя определенным образом в определенных условиях; эти организмы просто не могут вести себя иначе.

Утверждения о том, что поведение может подвергаться положительному отбору, так как оно «полезно для данного вида», способствует «сохранению вида» или «выживанию вида», все еще часто встречаются не только в повседневной речи, но и в некоторых биологических и психологических работах. Теперь должно стать очевидным, что эти утверждения — результат неверных представлений. Организмы, например, размножаются не потому, что это обеспечивает сохранение вида, а потому, что в результате этого частота их собственных генов повышается (расшифруем: под действием естественного отбора возрастают частоты генов, носители которых эффективно размножаются).

Генетическая приспособленность. Определение понятия «приспособленность» несколько раз пересматривалось. Время от времени все еще можно встретить ссылки на «выживание наиболее приспособленных», в которых подразумевается, что в условиях «природы с обагренными кровью клыками и когтями» могут выжить только крупные агрессивные организмы. Современные представления о приспособленности гораздо более тонки. Генетическую приспособленность потенциально можно измерить как относительный вклад, вносимый в генофонд следующего поколения особью, имеющей определенный генотип, по сравнению с вкладом других генотипов. Связь с естественным отбором должна быть ясна: по определению, естественный отбор ведет к преобладанию генотипов с высокой приспособленностью.

Приспособление. Приспособлением, или адаптацией, называют любую структуру, физиологический процесс или тип поведения,

которые повышают генетическую приспособленность. Этот термин может также означать процесс создания в ходе естественного отбора изменений, повышающих генетическую приспособленность. Как уже говорилось в главе 1, вопрос о том, в каких отношениях поведенческие акты адаптивны (т. е. повышают приспособленность), составляет одну из четырех главных категорий вопросов, изучаемых сравнительной зоопсихологией.

Альтруизм. Альтруистическим можно считать такое поведение, которое приводит к повышению приспособленности другого организма за счет возможного снижения приспособленности особи, совершающей альтруистический акт. Сокращение размножения в условиях вроде тех, о которых говорил Уинн-Эдвардс, представляет собой одну из форм альтруистического поведения и уже было рассмотрено выше. Существуют, однако, иные формы альтруистического поведения. Например, у общественных насекомых в их сложном сообществе большинство самок не размножается, а заботится о своих сестрах. Птицы и приматы, живущие колониями, заметив хищника, испускают «крик тревоги», предупреждающий об опасности других членов колонии, но вместе с тем облегчающий хищнику обнаружение особи, подавшей сигнал. Рассмотрение такого рода поведения подводит нас к трем более важным концепциям: совокупной приспособленности (inclusive fitness), отбора родичей (kin selection) и взаимного альтруизма.

Совокупная приспособленность. У. Гамильтон (Hamilton, 1964) предложил вариант эволюционной теории, который оказал глубокое влияние на развитие наших идей об эволюции вообще и эволюции альтруистических действий в частности. Гамильтон исходит из того, что данная особь не является единственным обладателем определенных генов. Например, у диплоидных позвоночных половина всех генов каждой особи содержится также у ее отца, матери, брата или сестры, т. е. у особей, связанных с ней прямым родством. Четвертая часть ее генов имеется у ее дяди (или тетки) и одна восьмая — у двоюродных братьев или сестер. Если какая-то особь повысит приспособленность своих близких родственников, то тем самым она повысит представительство тех генов, которые являются для них общими, в генофонде следующего поколения. Чем дальше родство, тем меньше будет таких генов и, следовательно, тем меньше выиграет данная особь, повышая приспособленность другой особи.

Гамильтон выдвинул представление о *совокупной приспособленности*, которую можно определить как «сумму собственной приспособленности данной особи и влияния этой особи на приспособленность ее родственников, не являющихся ее прямыми потомками» (Wilson, 1975, p. 586). Согласно этому представлению, существуют условия, в которых особи могут максимизировать свою общую, совокупную приспособленность, совершая альтруистические действия по отношению к родственным особям. Вероят-

ность таких действий зависит 1) от «цены» данного действия, измеряемой понижением индивидуальной приспособленности особи, его совершающей; 2) от степени повышения индивидуальной приспособленности родственной особи и 3) от степени родства между этими двумя особями. Если, жертвуя собственной жизнью и потенциальными возможностями размножения, данное позвоночное животное может обеспечить трем своим братьям такую же возможность размножаться, какую имело бы оно само, не пожертвовав собой, то это животное могло бы максимизировать представительство своих генов в будущих генофондах именно путем такой жертвы. Повышение приспособленности в результате этой жертвы было бы в 1,5 раза больше, чем в случае ее эгоистичного размножения. Как это ни парадоксально, животное может иногда повысить совокупную приспособленность, если оно не будет размножаться.

Мысль о том, что организм может максимизировать свой вклад в генофонд следующего поколения, воздерживаясь от размножения, на первый взгляд кажется абсурдной. Между тем именно так, очевидно, ведут себя общественные насекомые. Они гаплодиплоидны (самки развиваются из оплодотворенных яиц и диплоидны, а самцы — из неоплодотворенных и поэтому гаплоидны). Соответственно у самок доля общих генов с их сестрами составляет три четверти, а не половину. Вследствие таких необычных генетических отношений у общественных насекомых отбор среди самок был направлен не на то, чтобы они размножались, а на выработку у них стратегии заботы о своих сестрах (Hamilton, 1964; Trivers, Hare, 1976).

Отбор такого типа можно назвать «отбором родичей» (kin selection). Его можно определить как дифференциальное представительство генов в генофонде в результате отбора, который благоприятствует выживанию и размножению родственных особей, обладающих одними и теми же генами ввиду связывающего их прямого родства.

Взаимный альтруизм. Альтруистические действия не всегда совершаются на благо родственных особей. Так, например, птицы и приматы подают сигналы тревоги, которые могут способствовать выживанию их отдаленных родичей или вообще неродственных животных, а у ряда водных видов встречается симбиоз, при котором представитель одного вида выискивает эктопаразитов у особей какого-то другого вида. Чтобы объяснить такое поведение, Трайверс (Trivers, 1971) выдвинул концепцию *взаимного альтруизма.* Это совершение взаимных альтруистических действий двумя или более особями в разное время. Например, человек может броситься в воду, чтобы спасти утопающего, в предположении, что в сходных обстоятельствах тот, другой, поступит таким же образом. Аналогичное объяснение можно дать крикам тревоги и очистке других особей от паразитов.

Следует заметить, что в соответствии с современной эволюционной теорией все акты альтруизма можно в конечном счете свести к эгоизму. Не существует четких примеров альтруистического поведения, которое в будущем не повышало бы совокупную приспособленность действующей так особи. В свете нашего обсуждения естественного отбора и приспособленности причины этого должны быть ясны. Действие отбора направлено на максимизацию приспособленности. «То, что кажется сотрудничеством, на поверку оказывается смесью оппортунизма и эксплуатации... Поскребите „альтруиста", и вылезет лицемер» (Ghiselin, 1974, p. 247).

Теория естественного отбора изложена здесь довольно кратко. Если читатель впервые встречается с этим материалом, то он, возможно, не сумеет сразу усвоить все рассмотренные концепции. Мы вернемся к проблемам приспособленности, альтруизма и эволюции стратегий размножения в шестой части книги, а пока нам достаточно было ознакомиться с общими положениями. Появление так называемой «социобиологической» теории — одно из самых волнующих событий в развитии науки о поведении животных в семидесятых годах; эта новая теория и исследования, предпринятые для ее проверки, влили новые силы в науку и оживили ее. Делались попытки распространить эту теорию на общественные науки — например, в весьма дискуссионном обращении к Американскому психологическому обществу президента этого общества (Campbell, 1975). Читателю важно знать об этих идеях и помнить о них при чтении последующих глав. Если его заинтересуют все эти проблемы, он может найти дальнейшие подробности в ряде книг (Williams, 1966; Ghiselin, 1974; Wilson, 1975; Dawkins, 1976; LeBoeuf, 1977).

КРАТКИЕ ВЫВОДЫ

Виды животных — это группы организмов, способных свободно скрещиваться в природе, но изолированных в репродуктивном отношении от других таких групп. Популяционное мышление признает важность индивидуальной изменчивости и подчеркивает уникальность каждого отдельного организма. Разнообразные механизмы репродуктивной изоляции сводят к минимуму межвидовые скрещивания в природе.

Каждый вид занимает определенное место в иерархической системе классификации, принятой в международном масштабе.

Естественный отбор — это процесс, приводящий к неодинаковому, дифференциальному представительству определенных генотипов в генофонде следующего поколения. Отбор как на выживание, так и на размножение действует путем изменения частоты и выживаемости генетических вариантов, возникающих случайным образом в результате мутирования.

Естественный отбор, по-видимому, действует главным образом на уровне особи. Случаи альтруистического поведения обычно удается свести к отбору родичей или к взаимному альтруизму. Понятие «совокупной приспособленности» и идея о том, что особи могут повысить свою суммарную приспособленность, облегчая размножение своих близких родственников, имеют важнейшее теоретическое значение.

Часть вторая

ФОРМЫ ПОВЕДЕНИЯ

В соответствии с комплексом руководящих принципов, выработанных Тинбергеном и положенных в основу построения этой книги, сравнительное изучение поведения животных начинается с наблюдения и описания. Таким образом, мы начнем с рассмотрения фактических данных. После того как мы узнаем, какие действия способны совершать животные, мы перейдем к четырем категориям вопросов, поставленных Тинбергеном. Эта часть делится на три главы, содержащие результаты наблюдений над различными формами индивидуального, репродуктивного и социального поведения.

Глава 4

ФОРМЫ ИНДИВИДУАЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ

В этой главе мы рассмотрим некоторые формы поведения, проявляемые отдельными особями в процессе адаптации к окружающей их среде. Это будут действия, с помощью которых животное получает пищу, воду, кислород и другие источники энергии; поддерживает чистоту своего тела; взаимодействует с окружающей средой, а также определенным образом организует свою активность. Все эти формы поведения имеют решающее значение для выживания. Они связаны с рядом конкретных функций, к которым относятся:

1) локомоция;
2) питание и дыхание;
3) терморегуляция;
4) поиски убежища;
5) избегание хищников;
6) сон;
7) поддержание чистоты тела;
8) выделение;
9) исследовательская активность;
10) игра;
11) использование орудий;
12) биологические ритмы.

Репродуктивному и общественному поведению будут посвящены главы 5 и 6.

Здесь нужно сделать три замечания. Во-первых, при распределении материала по трем главам этой части и по разделам внутри глав мы исходили из соображений удобства и ясности изложения. Многие разграничения несколько произвольны, а некоторые из них в лучшем случае неоднозначны. Например, поиски укрытия могут иметь важное значение для того, чтобы избежать хищников; исследовательское поведение может составлять часть игры; потребление пищи влияет на терморегуляцию. Практически все эти типы поведения (например, питание, поиски укрытия, сон) иногда могут носить ярко выраженный общественный характер. Даже акты выделения могут иметь большое социальное значение, как, скажем, использование мочи для того, чтобы пометить занятую территорию. Таким образом, функциональное подразделение проводится здесь исключительно для удобства изложения, и его не следует принимать как безусловное.

Во-вторых, следует помнить, что «животное — это приспособленный организм, а не просто совокупность специализированных адаптаций» (Bunnell, 1973, р. 79). Способы приспособления животного к различным аспектам окружающей его среды переплетаются и взаимодействуют, образуя единое функциональное целое. Например, способ питания данного организма влияет на характер передвижения, на способ избегания врагов и на особенности сна и в свою очередь подвержен влиянию каждого из этих видов поведения. Решающий критерий — выживание, а размножение служит «нижним пределом». Действие отбора направлено на создание целостных организмов, способных функционировать в среде, где они обитают, а не на полное совершенство в какой-либо отдельной области.

В-третьих, совершенно очевидно, что исчерпывающим образом изложить все эти вещи в одной главе невозможно. Мы попытаемся лишь дать некоторое представление о разнообразии форм поведения в пределах данной его категории, а также приведем по нескольку интересных примеров.

ЛОКОМОЦИЯ

Локомоция имеет большое значение для большинства видов поведения, так как она позволяет животному перемещаться в пространстве.

Типы локомоции

Существует пять основных типов локомоции: 1) движение при помощи *жгутиков* или *ресничек*; 2) *амебоидное* движение, осуще-

ствляемое путем изменения формы тела; 3) *волнообразное* движение; 4) *реактивное* движение и 5) движение при помощи *конечностей* (Maier, 1970). При движении первого типа животное передвигается в результате биения либо одного жгутика, либо группы волосовидных ресничек; такое движение широко распространено у простейших. У беспозвоночных часто встречается также перемещение путем изменения формы тела, например путем вытягивания псевдоподий у амебы. Движение за счет волнообразных сокращений, пробегающих по телу, особенно характерно для змей, водных млекопитающих и рыб. При реактивном движении вода с силой выталкивается из организма в окружающую среду; этот тип локомоции используется у ряда беспозвоночных, таких, как медузы и кальмары. Передвижение с помощью конечностей, будь то ноги, крылья или плавники, характерно для большинства позвоночных и для некоторых беспозвоночных.

Передвижение при помощи конечностей

Локомоция в результате движения конечностей может осуществляться в воде, на деревьях, в воздухе, под землей или на поверхности земли.

В воде. Плавание с использованием конечностей свойственно моржам и многим другим позвоночным. Разнообразные млекопитающие, живущие в основном на суше, в том числе многие грызуны, обезьяны и хищники, в случае необходимости достаточно хорошо плавают.

На деревьях. Для большинства видов, обитающих на деревьях, характерно наличие цепких когтей, а также хорошо развитые зрительная система и вестибулярный аппарат. Многие виды лазают по стволам либо лазают или бегают по веткам. Некоторые обезьяны способны к *брахиации* — передвижению при помощи передних конечностей, поочередно закидываемых вперед, тогда как тело висит в воздухе.

В воздухе. Хотя представители ряда различных групп, например летучие рыбы и летяги, способны к планированию, главной формой передвижения в воздухе служит истинный полет, наблюдаемый у насекомых, птиц и летучих мышей. У птиц наиболее распространенный тип полета — это машущий полет, при котором птица ритмично поднимает и опускает крылья. При этом внутренние части крыльев обеспечивают главным образом создание подъемной силы, преодолевающей силу тяжести, а наружные части создают пропеллирующий эффект, толкая птицу вперед (Heinroth, Heinroth, 1958).

Под землей. Роющими или полуроющими называют виды, которые всю свою жизнь или бóльшую ее часть проводят под землей. У таких животных обычно имеются многочисленные адаптации

(малая величина глаз и ушных раковин, менее густая шерсть и др.), уменьшающие трение при передвижении под землей.

На поверхности земли. Существует много разных типов передвижения животных по земле. У ряда различных млекопитающих наблюдается хождение *на двух ногах,* наиболее характерное для некоторых кенгуру и грызунов, а также для человека. Такие животные, как кенгуру и кенгуровые крысы, передвигаются прыжками.

Формы локомоции у большинства видов, передвигающихся на четырех конечностях, довольно стереотипны. При ходьбе конечности переставляются в таком порядке, чтобы всегда сохранялась опора в виде треугольника, создаваемого тремя конечностями. При большей скорости движения, например при рыси и галопе, устойчивость снижается (Gray, 1953). Гну и львы способны бежать со скоростью до 80 км/ч, а гепарды — даже до 110—120 км/ч (Bourlière, 1964).

ПИТАНИЕ И ДЫХАНИЕ

Потребление пищи, питье воды и дыхание имеют решающее значение для выживания самых разнообразных животных.

Потребление пищи

Стратегии питания. Животных можно разделить по их главной стратегии питания на пять основных групп: фильтрующие воду, паразиты, растительноядные, плотоядные и всеядные (Maier, Maier, 1970). Все *фильтрующие организмы* живут в воде и добывают себе пищу, отцеживая ее из воды. Движение воды относительно тела животного достигается либо путем того или иного нагнетающего действия, либо за счет плавания. *Паразиты,* как правило, живут целиком за счет организма-хозяина; некоторые из них (например, лентецы) живут в течение долгого времени, не убивая своего хозяина, а другие довольно быстро вызывают его гибель. *Растительноядные* питаются растениями, их корой, листьями, семенами, плодами и корнями. Живущий в Австралии коала высокоспециализирован в отношении пищи и питается исключительно листьями эвкалипта. У жвачных имеется четырехкамерный желудок, обеспечивающий более полное переваривание пищи. *Плотоядные* питаются главным образом другими животными. Как среди беспозвоночных, так и среди позвоночных можно найти виды с самыми разнообразными типами питания. Многие животные *всеядны,* они поедают всевозможные виды пищи. У таких животных стратегии питания наименее специализированы. Например, бродячие муравьи уничтожают почти все, что попадается на их пути в тропическом лесу. Весьма разнообразные формы всеядности можно встретить у грызунов (Landry, 1970). Даже шимпанзе, по-

видимому, всеядны, причем для них характерен удивительно высокий уровень организации охоты (Teleki, 1973a, b).

Формы поведения, связанные с питанием. Из таких форм поведения мы рассмотрим хищничество, запасание пищи, разного рода манипуляции с нею и регулирование ее потребления.

Хищничество. Некоторые виды, например пауки, строящие паутину, богомолы и муравьиные львы, пассивно поджидают добычу, тогда как большинство видов активно охотится. Пойманную добычу хищник хватает, душит, сжимает, отравляет, обездвиживает, оглушает или поедает живьем. Диапазон приспособлений к хищничеству поистине велик.

Последовательность действий хищного млекопитающего можно разбить на приближение к жертве, ее умерщвление и поедание (Ewer, 1968). Домашние кошки подкрадываются к своей жертве, прижимаясь к земле, следя за каждым ее движением и используя короткие перебежки, чтобы все ближе и ближе подойти к ней, а затем совершить нападение. В отличие от этого гепарды приближаются к жертве, преследуя ее в открытую, и используют свою исключительную скорость бега лишь в том случае, когда жертва обращается в бегство.

Млекопитающие часто убивают свою жертву, прокусывая ей затылок. Совершаемые при этом действия различаются в зависимости от вида хищника и от обстоятельств. Иногда хищник сначала схватывает жертву в лапы или прижимает ее к земле. Для многих видов, в частности для собачьих, характерно ритуализованное «умерщвление встряской»: схватив жертву в зубы, хищник размахивает ею из стороны в сторону (Eisenberg, Leyhausen, 1972).

Большинство хищников сначала поедает голову жертвы, а затем постепенно съедает ее всю в направлении от головы к заднему концу тела. Как показал Лейхаузен, ориентация жертвы обусловливается прежде всего осязательными стимулами — расположением шерсти или оперения. Поедание крупной добычи часто начинается с брюха или паховой области (Ewer, 1968).

Насытившись, хищник обычно прекращает поиски пищи и охоту. Лишь в редких случаях он убивает больше того, что способен съесть; это может произойти в условиях, когда плотность популяции жертвы очень велика и поэтому усилия, затрачиваемые на ее поиски, минимальны (Kruuk, 1972).

Запасание пищи. Поскольку количество пищи в разное время года неодинаково, многие животные, особенно грызуны, делают запасы. Существуют две главные формы запасов: сконцентрированные в специальных «кладовых» и рассеянные по разным местам отдельными кучками (Ewer, 1968). Кладовые обычно устраиваются в самой норе, часто в специальной камере, а при рассеянном хранении запасов они могут быть разбросаны по значительно более обширной площади и находиться довольно далеко от дома. Встречаются и промежуточные стратегии.

В норах прерийных полевок — небольших грызунов, обитающих в полях, — находили запасы хорошо сохранившихся семян объемом до 9—10 литров (Jameson, 1947). У многих видов, запасающих корм, имеются обширные защечные мешки, помогающие животным переносить корм к месту его хранения.

Запасание корма у грызунов можно вызвать в лабораторных условиях; изучалось влияние, которое оказывают на эту форму поведения лишение пищи, индивидуальный опыт в ранний период жизни, различные физиологические воздействия и другие подобные переменные.

Манипуляции с пищей. Характер манипуляций, производимых с пищей до ее потребления, сильно варьирует у разных видов и зависит от типа пищи. Так, например, калан ложится в воде на спину, кладет себе на грудь плоский камень и вскрывает раковины моллюсков, ударяя ими об этот камень. Другие животные используют для разного рода манипуляций передние лапы и пасть.

Для развития многих типов манипуляций с пищей, по-видимому, достаточно лишь минимального опыта. Раскалывая орехи, белки прогрызают в скорлупе одну или две бороздки, расположенные определенным образом. Эйбл-Эйбесфельдт (Eibl-Eibesfeldt, 1963) вырастил в неволе белок, которым не приходилось прежде раскалывать орехи, и когда животные впервые приступили к этому, разгрызающие движения в общем не отличались от обычных, хотя были довольно плохо ориентированы.

Регуляция потребления пищи. Животные не кормятся непрерывно. По мере того как проходит все больше времени после кормежки, особи многих видов становятся более активными и начинают особенно живо реагировать на стимулы, ассоциированные с пищей. Потребление пищи вовремя прекращается; у большинства животных проблема ожирения возникает редко. У млекопитающих потребление пищи регулируется, по-видимому, в результате взаимодействия двух ядер гипоталамуса — латерального и вентромедиального (Keesey, Powley, 1975). В отличие от этого у падальных мух потребление пищи регулируется в основном периферически (т. е. меньше зависит от центральной нервной системы): его инициируют периферические рецепторы, а тормозят импульсы, поступающие от растянутой передней кишки (Dethier, 1967).

Потребление воды

Вода совершенно необходима для самых разнообразных жизненных процессов, в том числе для пищеварения, выделения и терморегуляции. Многие животные должны активно поглощать воду как таковую, тогда как другим достаточно воды, извлекаемой в процессе метаболизма из пищевых веществ.

Разные животные используют при питье различные движения. Собаки и волки принимают стереотипную позу и лакают воду языком, тогда как корова всасывает воду ртом, а язык играет у нее лишь пассивную роль. У большинства грызунов наблюдается довольно стереотипное слизывание воды. Слоны, конечно, используют хобот, чтобы насосать воду и перенести ее в рот (Bunnell, 1973).

Дыхание

Потребление кислорода путем дыхания — явление столь универсальное, что его нередко упускают из виду. Практически все животные обладают тем или иным механизмом, при помощи которого свежий воздух поступает в организм, а использованный выводится наружу.

Дыхание становится проблемой первостепенной важности у водных млекопитающих. Дыхательные системы у них обладают удивительными приспособлениями, позволяющими этим животным нырять на большие глубины и оставаться под водой дольше, чем это могут другие млекопитающие. По имеющимся данным, ондатра и морской слон способны оставаться под водой в течение 12 минут, тогда как кит-бутылконос может погружаться на 120 минут (Bourlière, 1964).

ТЕРМОРЕГУЛЯЦИЯ

Животные способны существовать только в определенном диапазоне температур. Регуляция температуры тела — важнейший аспект приспособления к среде, особенно в суровых условиях пустыни или Арктики. Птицы и млекопитающие — *гомойотермные* животные; у них имеются физиологические механизмы, поддерживающие температуру тела на относительно постоянном уровне, несмотря на резкие колебания температуры среды. В отличие от этого беспозвоночные, рыбы, амфибии и рептилии *пойкилотермны* — температура тела у них колеблется в зависимости от внешней температуры.

Многие формы поведения по крайней мере частично связаны с терморегуляцией. Для многих видов характерны сезонные миграции, назначение которых в том, чтобы сводить к минимуму воздействие неблагоприятных температур в определенное время года. Более кратковременная регуляция температуры тела достигается путем значительных ежедневных перемещений из затененных участков в освещенные или из норы наружу и обратно. В лабораторных условиях животное может научиться выполнять произвольные действия, если изменения температуры используются в качестве подкрепления (см., например, Wright, Meyer, 1969). Многие виды переживают суровые зимы, впадая в *зимнюю спячку*. При этом

животное прекращает всякую активность, а температура тела, частота сердечных сокращений и уровень метаболизма снижаются у него до минимума. Некоторые виды лягушек, крокодилов и рыб реагируют аналогичным прекращением активности и на крайне высокие температуры — это так называемая *летняя спячка*.

ПОИСКИ УБЕЖИЩ

Большинство видов предпринимает поиски каких-либо убежищ, чтобы укрыться от резких колебаний температуры, осадков и хищников. Иногда животное просто забирается в пещеру, расселину или на дерево, что не приводит к сколько-нибудь существенному изменению среды. Однако во многих других случаях оно строит весьма сложные гнезда или норы, что влечет за собой значительные изменения внешних условий. Постройки бывают относительно постоянными, как, например, плотины бобров, или временными, как спальные гнезда шимпанзе, в которых они обычно проводят лишь одну ночь. У многих видов устройство гнезда тесно связано с размножением: когда близится время появления потомства, они приступают к постройке гнезда или значительно расширяют уже имеющееся гнездо.

Среди беспозвоночных постройка убежищ наиболее ярко выражена у насекомых. У таких видов, как одиночные осы, каждая отдельная самка роет норку и запасает в ней корм. Однако у многих других видов гнезда представляют собой весьма сложные постройки, и в них обитают целые сообщества. Примером служат высокие сооружения термитов и гнезда пчел.

Структура сообщества у разных видов пчел различна, но в них непременно имеется одна матка и много рабочих особей. У медоносной пчелы отличительная черта деятельности рабочих особей по постройке и содержанию гнезда — функциональная специализация. Сооружением сотов, кормлением личинок, уборкой ячеек, приготовлением меда, охраной входа и сбором пыльцы и нектара занимаются разные особи. При этом функции каждой отдельной рабочей пчелы изменяются в течение ее жизни: она начинает с чистки ячеек и заканчивает сбором пыльцы и нектара (Lindauer, 1961).

Выбор места для нового гнезда у медоносной пчелы — процесс весьма интересный. В конце весны матка и около половины рабочих особей оставляют старое место дочерям матки и образуют рой на небольшом расстоянии от него. Пчелы остаются в этом рое до тех пор, пока не будет выбрано новое место. Пчелы-разведчицы вылетают из роя для обследования многочисленных мест, потенциально пригодных для устройства гнезда. Возвращаясь в рой, они исполняют «танец», содержащий указания о том, где находятся эти места (см. гл. 5). Интенсивность танца варьирует в зависимости от качества данного места. Особое значение придается,

по-видимому, его величине и защитным возможностям. Танцующие пчелы вербуют новых разведчиц. На основании интенсивности танцев и реакции новых разведчиц рой «принимает решение»: в конце концов преобладающая часть разведчиц указывает при помощи танца одно определенное место, и тогда рой снимается и направляется туда (Lindauer, 1961).

У грызунов поведение, связанное с поиском или постройкой убежища, принимает весьма разнообразные формы. Бобры строят однокамерные норы, или хатки, в которых обитают пара взрослых особей и два их последних выводка. Древесные крысы собирают множество прутиков или веточек, из которых строят обширные шалаши. Подробно изучена постройка гнезд лабораторными крысами и домовыми мышами. Оба вида устраивают гнезда в форме кубков или чаш, используя вату, бумагу, тряпки и другие подобные материалы; иногда гнезда снабжаются крышей.

Шимпанзе, орангутаны и гориллы строят себе «спальные» гнезда на деревьях.

ИЗБЕГАНИЕ ХИЩНИКОВ

Поскольку большинство видов служит добычей по меньшей мере для нескольких других видов, избегание хищников имеет важное значение для выживания и размножения. Главные способы защиты от хищников — это укрывание от них, предупреждение особей своего вида, наличие предостерегающих признаков, бегство и активное сопротивление.

Укрывание

Многие животные скрываются от хищников в убежищах — норах, щелях и шалашах. Кроме того, укрытию от хищника может способствовать внешний вид самого животного. Покровительственная окраска, благодаря которой животное сливается с фоном, встречается у представителей почти всех таксономических групп. Много особенно ярких примеров можно найти у насекомых, среди которых есть формы, сходные с листьями, веточками или даже с птичьим пометом. Часто покровительственная окраска сочетается с особым поведением: животное располагается по отношению к окружающему определенным образом, обычно сохраняя неподвижность.

Предупреждение других животных

В чем бы ни состояла видоспецифичная реакция на хищников, жертве всегда необходимо прежде всего уметь обнаружить их присутствие. Различные особенности передвижения, в частности периодические осмотры местности и определенная ориентация (например, по отношению к ветру), облегчают обнаружение хищников. Нередко животные пасутся в смешанных стадах, например

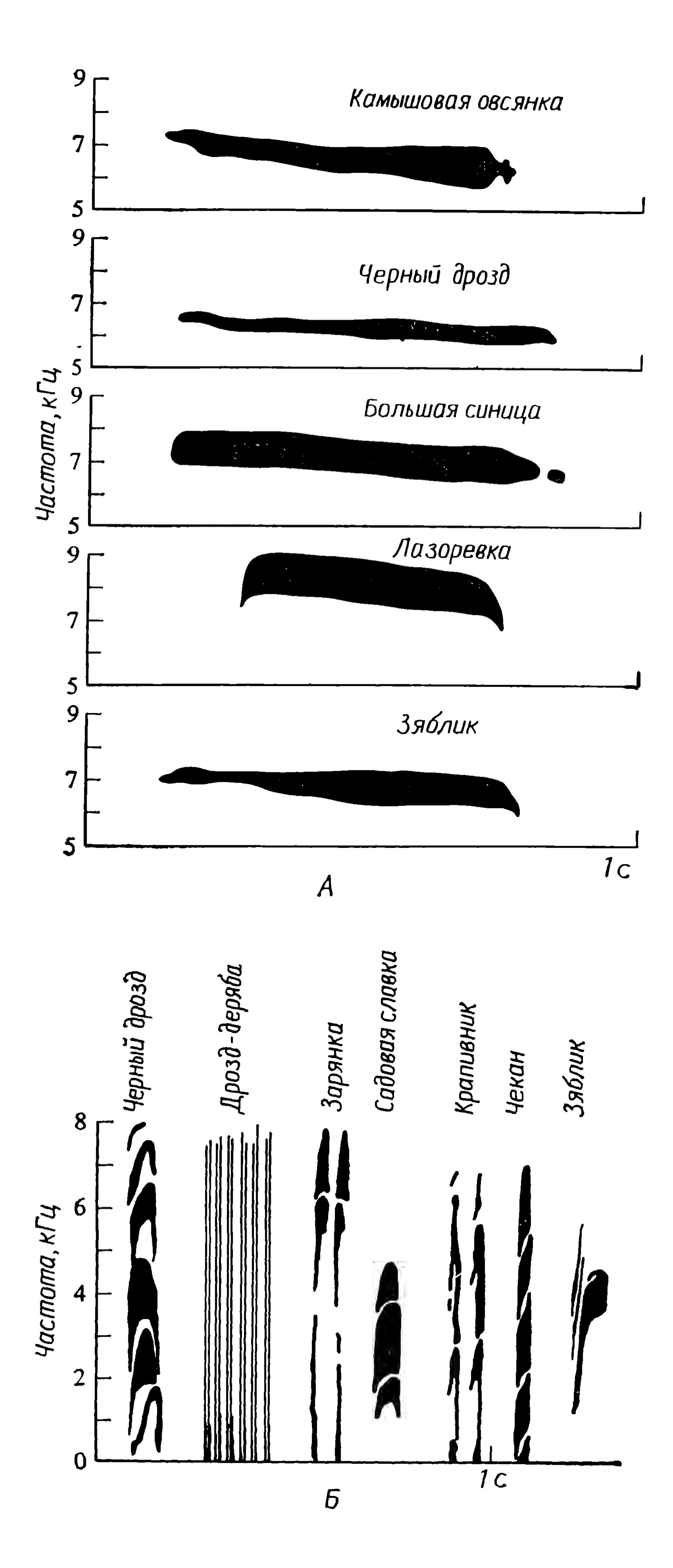


Рис. 4.1. Частотные спектры криков, издаваемых разными птицами. (Marler, 1959.)

Записи показывают распределение звуков по частоте (воспринимаемой как высота звука); по оси ординат отложена частота, а по оси абсцисс — время. *А*. Крики тревоги пяти видов птиц. Их трудно локализовать, так как это относительно чистые тоны без резких разрывов. *Б*. Звуки, издаваемые семью видами птиц при «окрикивании». Их легко локализовать, так как они характеризуются широким диапазоном частот и резко прерываются.

павианы вместе с антилопами. Павианы отличаются очень острым зрением, а у антилоп особенно развито обоняние. Как те, так и другие реагируют на сигналы тревоги, подаваемые особями другого вида, и поэтому их трудно застать врасплох.

На крики тревоги, подаваемые птицами, реагируют очень многие виды. Как правило, такие крики представляют собой относительно чистые тона, без резких перерывов; такие звуки хищнику трудно локализовать (рис. 4.1, *А*) (Marler, 1959).

Предостерегающие признаки или действия

Некоторые животные обладают неприятным для хищника вкусом. Если, например, голубая сойка съест крупную ярко окрашенную бабочку *Danaus plexippus,* это вскоре вызовет рвоту. Подобная яркая окраска «предупреждает» хищника о том, что жертва непригодна в пищу. В процессе эволюции многочисленные съедобные виды приобрели сходство с несъедобными, что дало им очевидное преимущество; хищники стали избегать их. Это явление известно под названием *бейтсовской мимикрии* (Brower, 1969).

Для предостережения хищников используются также разнообразные активные действия. Примерами служат звуки, издаваемые гремучей змеей, и агрессивные позы, принимаемые многими млекопитающими. У птиц хорошо известна реакция «окрикивания» по отношению к неподвижным хищникам, например ястребам или совам: птицы довольно близко подлетают к ним, испуская громкие крики и производя разного рода демонстрационные действия (Marler, 1959). Издаваемые при этом звуки характеризуются широким диапазоном частот и резко выраженными началом и концом, а поэтому их легко локализовать (рис. 4.1, *Б*). Преимущество, которое получает животное, привлекая к себе внимание, в подобных случаях очевидно.

Бегство

Быстрота и проворность служат наилучшим и, вероятно, наиболее распространенным средством спасения от хищников. Многие виды, спасаясь бегством, дополняют свои локомоторные движения демонстрационным поведением с целью отвлечь внимание потенциального хищника или испугать его. Другие, напротив, затаиваются, чтобы уменьшить вероятность нападения (см. Gallup, 1974).

Активное сопротивление

В качестве последнего средства защиты жертва может оказать хищнику активное сопротивление. При этом она может ударить хищника, схватить его или укусить. Скунсы и многие виды чле-

нистоногих, например многоножки, выделяют химические вещества, отпугивающие хищников. Другие животные защищаются от хищников своими плотными или ядовитыми покровами, твердой раковиной или такими выростами, как шипы и иглы.

СОН

Определение сна может быть основано на поведенческих или электрофизиологических критериях или же на сочетании тех и других. В аспекте поведения сон — это период длительного отсутствия активности, для которого обычно характерны четыре признака: 1) часто — суточный (или приливной) ритм; 2) обычно — повышение порога различных реакций; 3) часто — приуроченность к определенным местам (обычно какое-либо надежное убежище); 4) характерная для данного вида поза. Под такое определение подпадает сон, наблюдаемый у широкого круга животных, в том числе у насекомых, моллюсков, рыб, амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих (Meddis, 1975).

Электрофизиологические сведения относительно сна дает электроэнцефалограмма (ЭЭГ). Это запись активности головного мозга («мозговых волн»), получаемая с помощью электродов, которые либо прикладывают к коже головы снаружи, либо вживляют в мозг.

Электрофизиологические данные о сне получены только для птиц и млекопитающих. У этих животных можно различить две главные фазы сна: *медленноволновой сон* и *парадоксальный сон* (рис. 4.2). Для медленноволнового сна характерны высокоамплитудные медленные колебания, появляющиеся в ЭЭГ. Об общем расслаблении свидетельствует падение мышечного тонуса, отмечаемое, например, при регистрации электрической активности шейных мышц (рис. 4.2).

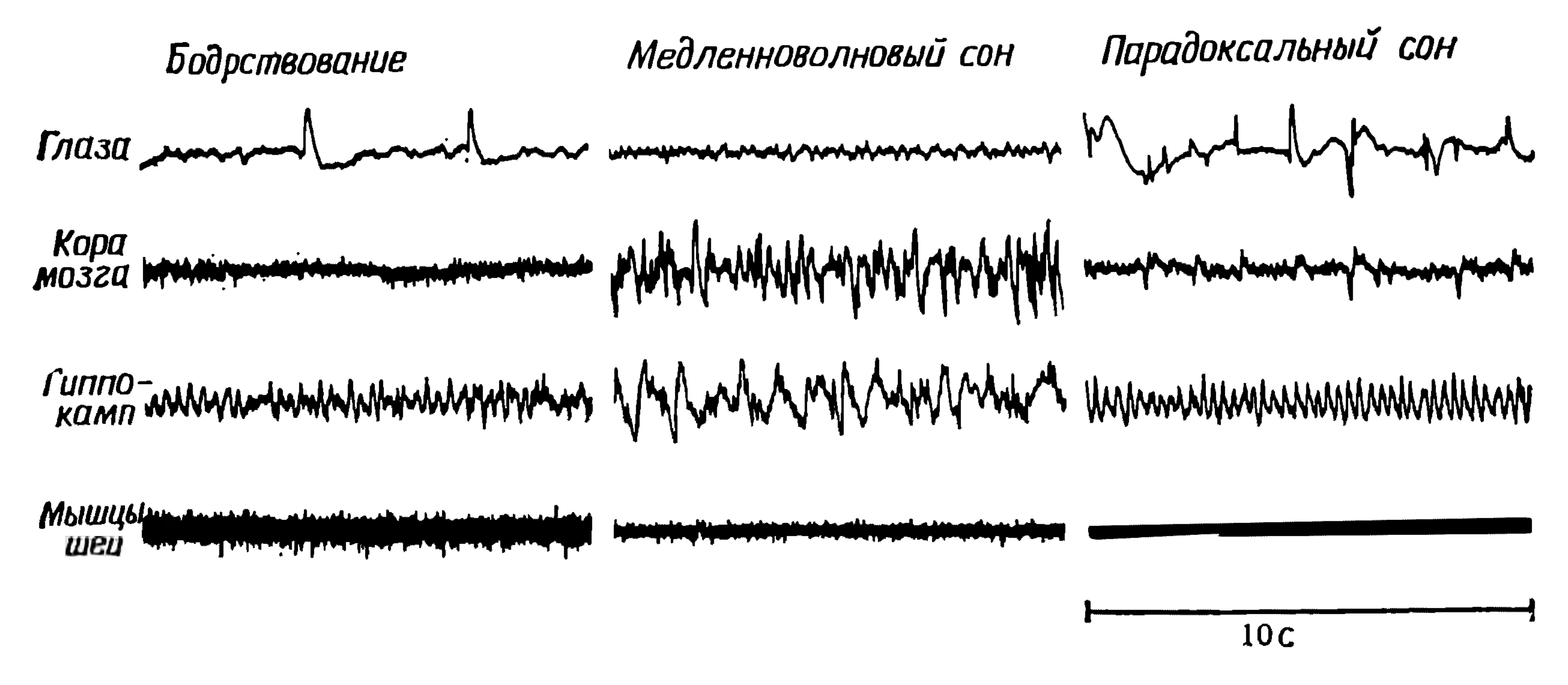


Рис. 4.2. Электрофизиологические записи, полученные у кошки: движения глаз, ЭЭГ (активность коры и гиппокампа) и тонус шейных мышц при бодрствовании, медленноволновом сне и парадоксальном сне. (Allison, van Twyver, 1970.)

Во время сна периодически отмечаются резкие изменения в ЭЭГ и характере мышечной активности. Хотя, судя по внешним признакам, животное продолжает спать, его ЭЭГ становится «десинхронизированной», с быстрыми низкоамплитудными колебаниями. Тонус скелетных мышц падает ниже уровня, обычного для медленноволнового сна. Поскольку животное кажется спящим, в то время как его ЭЭГ сходна с ЭЭГ при бодрствовании, эту фазу часто называют *парадоксальным* сном. Одна из самых характерных особенностей парадоксального сна — появление *быстрых движений глаз* (поэтому сон такого типа называют также БДГ-сном). Парадоксальный сон, во всяком случае у человека, связан со сновидениями. Периоды парадоксального сна возникают примерно каждые 9 минут у домовой мыши, каждые 50 минут у обезьян и детей и примерно каждые 90 минут у взрослых людей.

ПОДДЕРЖАНИЕ ЧИСТОТЫ ТЕЛА

Многим животным для здоровья и благополучия необходимо поддерживать поверхность тела в чистоте и не допускать заражения эктопаразитами. У большинства млекопитающих чистка шерсти (груминг) составляет одно из каждодневных занятий. Часто она производится сразу после еды. Многие грызуны «купаются в песке» — изгибают тело и трутся боками и брюшком о песок, чтобы удалить с шерсти посторонние частицы и избыток жирового материала, выделяемого кожными железами (см. Borchelt, Griswold, Branchek, 1976). У многих птиц в различных ситуациях можно наблюдать чистку оперения.

Иногда поддержание чистоты тела обеспечивают представители другого вида. Многие виды «рыб-чистильщиков» приспособлены к тому, чтобы удалять паразитов с покровов гораздо более крупных рыб. Некоторые из них выбирают паразитов даже из ротовой полости крупных хищных рыб, которые их при этом не съедают.

У приматов груминг не только служит для содержания шкуры в чистоте, но и представляет собой важный фактор поддержания структуры сообщества. Груминг превратился у них в тонкое искусство и у некоторых видов занимает ежедневно довольно много времени. У лори и других лемуров из нижних клыков и резцов образовались специальные «зубные гребешки», используемые для чистки шерсти. Роль груминга во взаимоотношениях между особями, быть может, наиболее ярко выражена в случае матери и детеныша и самца и самки (где груминг может служить прелюдией к копуляции); он играет также большую роль в установлении иерархических взаимоотношений в сообществе (Jolly, 1972).

Шимпанзе в неволе иногда используют деревянные палочки для ковыряния в зубах друг у друга (McGrew, Tutin, 1973). Шим-

панзе-«дантист» пользуется палочками для удаления остатков пищи с зубов «пациента».

ВЫДЕЛЕНИЕ

Особенности мочеиспускания и дефекации у разных видов представляют гораздо больший интерес для исследователя поведения животных, чем это может показаться на первый взгляд. Прежде всего для многих видов характерны определенные позы, принимаемые при мочеиспускании и дефекации. У собак, например, наблюдается половой диморфизм в позе при мочеиспускании: взрослые суки при этом приседают, а кобели поднимают заднюю ногу.

Степень внимания, уделяемого выбору места для мочеиспускания или дефекации, по-видимому, варьирует в зависимости от характера гнездового участка и его постоянства. Приматов, у которых стадо бродит по территории обитания, ночуя всякий раз в разных местах, мало заботит дальнейшая судьба мочи или кала. У видов с более постоянным гнездовым участком, например у многих хищных, этот участок должен содержаться в чистоте, а поэтому контроль за мочой и экскрементами строже. Домашние кошки обычно зарывают экскременты в землю. У многих млекопитающих с защищенными гнездовыми участками матери поедают мочу и экскременты своих детенышей, часто до того времени, пока детеныши не начинают самостоятельно передвигаться. Это не только поддерживает чистоту гнезда, но и уменьшает вероятность того, что детеныши будут обнаружены хищником по запаху мочи и кала. Чайки, гнездящиеся на земле, удаляются для дефекации на некоторое расстояние от гнезда, а у моевок, обитающих на скалах, дефекация происходит просто через край гнезда.

Характерный для данного вида процесс мочеиспускания и дефекации может развиваться медленно. У многих млекопитающих, например у морских свинок, матерям приходится стимулировать мочеиспускание и дефекацию у новорожденных детенышей, вылизывая им аногенитальную область. Развитие разных поз при мочеиспускании у собак, по-видимому, регулируется гормонами (Beach, 1974).

Моча и экскременты могут играть важную роль в общении между животными, особенно в тех случаях, когда оно основано на обонятельных сигналах. У многих видов моча и экскременты используются в качестве меток, указывающих на то, что данный участок занят. Поднимание задней ноги у домашних собак и обливание предметов направленной назад струей мочи у котов, по-видимому, обеспечивает разбрызгивание мочи на достаточную высоту. Бегемоты при дефекации производят быстрые движения хвостом, что приводит к разбрасыванию навоза по большой площади. Химические сигналы, исходящие от продуктов выделения,

играют также важную роль в регуляции репродуктивной активности. Они могут блокировать развитие беременности, вызывать течку у самок в диэструсе или ускорять половое созревание (Bronson, 1971) (см. гл. 10).

У таких животных, как шиншиллы, морские свинки, дикобразы и кролики, в процессе ухаживания часто наблюдается энуринация — испускание самцом мочи, направляемой в сторону самки. Этот акт не входит в обычную последовательность действий при ухаживании и, возможно, отражает либо «фрустрацию», либо «неприятие» (Ewer, 1968).

Многие сравнительные психологи пытаются оценивать уровень «эмоциональности» животных. Одним из используемых при этом показателей служит количество экскрементов, выделяемых животным, которое поместили в новую для него ситуацию.

ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Для большинства видов животных знакомство с окружающей средой часто приносит большую пользу, облегчая выживание и размножение. Систематически исследуя свой участок, животное получает представление о местонахождении пищевых и других ресурсов, потенциальных брачных партнеров и мест, где можно укрыться от хищников. Поэтому нередко можно видеть, как животные, которые досыта наелись и напились и не находятся в состоянии готовности к спариванию, тем не менее обследуют свою территорию. Хотя лишение воды или пищи, эструс и другие факторы могут способствовать исследовательской активности, они не необходимы для ее проявления.

Формам исследовательского поведения посвящено много работ зоопсихологов.

Обследование предметов

Чтобы изучать обследование животными новых предметов, можно просто вносить такие предметы в клетку. Гликмен и Сроджес (Glickman, Sroges, 1966) изучали реакцию более чем 300 животных, принадлежащих к более чем 100 видам, на куски дерева, стальные цепи, деревянные палочки, резиновые трубки и шарики из мятой бумаги. Результаты их экспериментов представлены на рис. 4.3. Приматы и хищные проявляли к обследованию предметов гораздо больший интерес, чем животные с менее развитым головным мозгом; наименее активными в этом отношении оказались рептилии. Характерно то, что такая деятельность была выражена в наивысшей степени в начале 6-минутных тестов, а к концу теста постепенно снижалась.

Другой метод состоит в том, что новый предмет закрепляют в небольшой нише и дают животному возможность приближаться

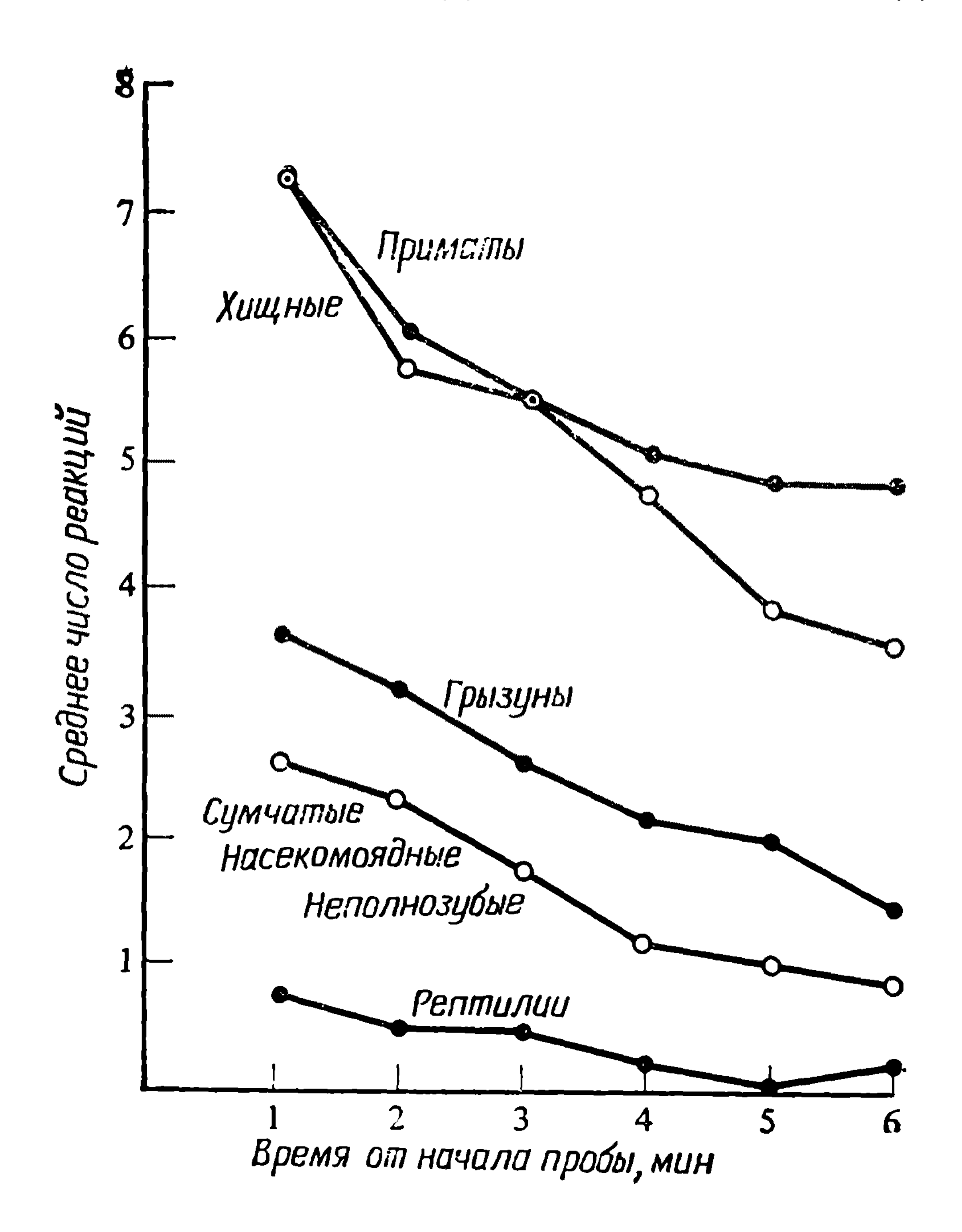


Рис. 4.3. Реакция на новые предметы у различных позвоночных. (Glickman, Sroges, 1966.)

к нему. Для регистрации числа таких приближений можно использовать фотоэлемент («электрический глаз»).

Локомоторная исследовательская активность

Психологи проявляли также большой интерес к изучению типов локомоции, наблюдаемых у животного в новых местах. Многие использовали для таких наблюдений установку «открытое поле» (см. Walsh, Cummins, 1976). Это просто большой открытый сверху ящик с серыми стенками и с дном, разделенным на одинаковые квадраты (рис. 4.4). Животное помещают в такую камеру и дают ему возможность свободно передвигаться в ней в течение определенного времени. Наблюдатель обычно регистрирует число квадратов, в которые заходит животное, и число оставленных им экскрементов. В некоторых тестах делаются попытки определить относительную частоту различных форм поведения (например, обнюхивания, подъема на задние лапы, чистки шерсти).

Некоторые психологи полагают, что испытания в открытом поле отражают «исследовательскую» тенденцию у данного животного. Другие рассматривают поведение в таком ящике как показатель «эмоциональности». Животных считают высокоэмоциональными, если они усиленно испражняются и мало передвигаются (см. Candland, Nagy, 1969; Archer, 1973). Можно также рассмат-

ривать открытое поле просто как удобную обстановку для оценки поведенческих тенденций разных животных в минимально структурированной среде (Wilson, Vacek, Lanier, Dewsbury, 1976).

Хотя исследование окружающей среды необходимо животному, оно сопряжено с опасностями, особенно со стороны хищников. Для изучения этого вопроса Моррисон и Гликмен помещали в клетку, в которой находилась неясыть, группу домовых мышей. Вероятность быть съеденными неясытью оказалась выше для тех мышей, которые проявляли наибольшую активность при испытаниях в открытом поле. Повреждения мозга, повышавшие стремление к передвижению, повышали вероятность нападения со стороны хищника (Glickman, 1971).

Новое как подкрепление

Как было установлено, животные научаются выполнять разнообразные задачи в условиях, когда единственным подкреплением служит возможность проводить исследовательскую деятельность. Например, крысы учатся находить выходы из лабиринтов, когда подкрепление состоит в возможности обследовать новую сложную среду. Макаки-резусы нажимают на рычаг, открывающий окно, получая в качестве подкрепления возможность увидеть



Рис. 4.4. «Открытое поле». (Фото автора.)

через это окно интересные вещи. Наибольший интерес они проявляли к другим обезьянам, затем шли (в порядке ослабления интереса) электрические поезда, пища и пустая камера (Butler, 1960). Сложность стимула, по-видимому, играет решающую роль в вызывании исследовательского поведения у млекопитающих (Walker, 1964).

Неофобия

В некоторых условиях животные избегают новых предметов — явление, получившее название *неофобии* (Barnett, 1963). Подобная реакция особенно обычна при внезапном изменении привычной обстановки. Если диким серым крысам, выращенным в лаборатории и привыкшим брать корм из проволочной корзинки, прикрепленной к задней стенке их клетки, предложить корм в корзинке у передней стенки, то они могут отказываться от пищи в течение нескольких дней. Такое поведение — пример неофобии. Ручные лабораторные крысы начинают обследовать корзинку на новом месте раньше, и ее перенос меньше влияет на их ежедневный прием пищи. Создается впечатление, что неофобическая реакция у этих крыс ослаблена в результате приручения (Barnett, 1963; Mitchell, 1976; Barnett Cowan, 1976).

ИГРА

У разных видов животных, особенно у млекопитающих, наблюдаются типы поведения, которые можно смело назвать игрой. Детеныши хищников, например домашней кошки, подолгу возятся с такими предметами, как мяч, — приводят его в движение, прыгают на него, катают по полу и схватывают. Волчата и лисята бешено крутятся, пытаясь схватить себя за хвост. Случалось наблюдать за игрой выдр, которые скатывались по снежному склону (Bourlière, 1964). В плане общественного поведения часто можно видеть игры детенышей хищных и приматов, гоняющихся друг за другом, затевающих шуточные драки и беготню.

Большинство наблюдателей согласились бы, что все это — формы игрового поведения, однако дать определение игры оказалось трудной задачей. Все виды игрового поведения, по-видимому, возникают в такое время, когда нет необходимости ни в каких других формах поведения, существенных для выживания, таких, как питание или спасение от хищников. Игровое поведение как бы лишено «серьезности», присущей большинству других форм поведения. Игра, очевидно, «доставляет удовольствие» ее участникам. В плане общественного поведения одно животное может вызывать другое на игру и подавать сигнал о том, что «все последующее — это игра» (Bekoff, 1974a). Игра чаще наблюдается у детенышей, чем у взрослых особей.

Различные исследователи, изучавшие игру, рассматривали ее либо с функциональной, либо со структурной точки зрения (Fagen, 1974). Лоизос (Loizos, 1966) сделала попытку охарактеризовать игру в структурном плане. Она отметила, что игра в большинстве случаев сопряжена с перестройкой стереотипных последовательностей движений, наблюдаемых у взрослых особей, например при ловле добычи или половой активности. Такого рода перестройки можно подразделить на шесть типов:

1) может быть *изменена последовательность* движений;

2) отдельные двигательные акты, входящие в последовательность, могут быть *преувеличены*;

3) некоторые движения, входящие в последовательность, могут *многократно повторяться*;

4) нормальная последовательность может остаться *незавершенной*, т. е. закончиться раньше, чем обычно, в результате перехода к посторонним действиям;

5) некоторые движения могут быть и *преувеличены*, и *многократно повторены*;

6) *отдельные движения*, входящие в последовательность, могут оставаться *незавершенными*.

Кроме того, могут перемешиваться акты, обычно связанные с совершенно разной мотивацией.

Высказывалось много предположений относительно роли игры в жизни животных. Поскольку игра особенно характерна для детенышей млекопитающих, большинство исследователей считает, что она имеет какое-то значение для развития нормального поведения взрослых особей. Игра, возможно, позволяет детенышам практиковаться в выполнении двигательных актов и общественных взаимодействиях, которые будут необходимы во взрослом состоянии, и совершенствовать их. Она, несомненно, служит тренировкой и обогащает информацию об окружающей среде. Исследования относительно функций игры очень трудны, но крайне необходимы.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ОРУДИЙ

Самые различные животные используют орудия в разнообразных ситуациях, в частности для добывания пищи и для защиты. Элкок (Alcock, 1972) дает превосходный обзор использования орудий, связанного с питанием, и предлагает следующее определение (р. 464): «Использование орудий состоит в манипуляциях с каким-либо неодушевленным предметом, созданным вне собственного организма животного и повышающим эффективность его действий, направленных на изменение положения или формы какого-либо другого предмета». Если принять это определение, то такие формы поведения, как взаимодействия между особями и ловля добычи с помощью паутины, нельзя считать использованием орудий.

Примеров использования животными орудий можно привести великое множество. Мы уже говорили о применении морскими выдрами камней для вскрытия раковин моллюсков и об использовании шимпанзе деревянных палочек для чистки зубов друг другу. Рыбы-брызгуны направляют струйки воды на находящуюся на суше жертву, с тем чтобы сбросить ее в воду, где ее можно будет изловить. Разные виды птиц используют прутики или колючки кактусов для извлечения насекомых из коры или других недоступных мест. Сообщалось о том, что некоторые птицы разбивают яйца других птиц, сбрасывая на них камни, а затем выедают содержимое.

Ван Лавик-Гудолл (Van Lavick-Goodall, 1967) описывает у шимпанзе два интересных примера изготовления орудий (обработка предметов, которые затем используются в качестве орудий). В одном случае ветви или стебли растений сначала очищаются от боковых веточек и вводятся в гнезда термитов; прилипших к такому прутику термитов обезьяна поедает. В другом случае шимпанзе пережевывают листья, сжимают их в комки и используют в качестве губки, добывая из древесных дупел питьевую воду.

Ясно, что формы поведения, связанные с использованием орудий, возникали независимо много раз и что они часто представляют собой лишь незначительные модификации в существующем репертуаре поведенческих актов соответствующих животных.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ РИТМЫ

Одна из самых поразительных особенностей поведения — это его организация во времени. Строгая цикличность, наблюдаемая в поведении буквально всех видов животных, позволяет предсказывать, когда проявится та или иная его форма. Временны́е масштабы биологических ритмов могут быть совершенно различными. Периодические цикады выводятся в данной области, буквально наводняя ее, один раз в каждые 13 или 17 лет. Циклы колебаний реактивности нервных клеток занимают несколько миллисекунд. Существуют годичные циклы, приливные циклы, циклы питания, эстральные и менструальные циклы и т. д. В сущности, можно рассматривать почти всю науку о поведении животных как изучение ритмов, лежащих в основе различных форм поведения в разное время, и факторов, регулирующих эти ритмы.

Много внимания уделялось изучению ритмов, периодичность которых составляет около суток. Такие ритмы называются *циркадными* (от лат. circa — около и dies — день). Поведение многих птиц и млекопитающих, по-видимому, связано с циркадными ритмами. *Дневные* виды обычно спят ночью, а активны при дневном свете, тогда как *ночные* виды активны ночью, а спят днем. *Сумеречные* виды активны на рассвете, в сумерки или и в тот и другой период.

Для изучения циркадных ритмов часто используют бег в колесе, который легко оценить количественно. Животное помещают внутрь небольшого колеса, надетого на горизонтальную ось. К колесу примыкает небольшая клетка, так что животное может входить в колесо и выходить из него. Ряд рычагов и счетчиков позволяет регистрировать число поворотов колеса, производимых животными в единицу времени. Если грызуна, ведущего ночной образ жизни, например хомяка, поместить в такое колесо и чередовать смену света и темноты каждые 12 часов, то у животного наблюдается упорядоченная картина активности: оно начинает бегать в колесе примерно в то время, когда свет выключается, и заканчивает ко времени включения света. Такой ритм называется *экзогенным* — он сопряжен с каким-либо периодическим процессом, происходящим во внешней среде, в данном случае с циклическим чередованием света и темноты. Периодический внешний стимул, с которым синхронизирован биологический ритм, называют «датчиком времени» или «синхронизатором» (см. Rusak, Zucker, 1975).

Одна из главных проблем в изучении циркадных ритмов состоит в том, чтобы выяснить, являются ли все они экзогенными (зависящими от периодического воздействия какого-то датчика времени) или эндогенными (для поддержания которых не требуется никаких регуляторных внешних стимулов). Для установления

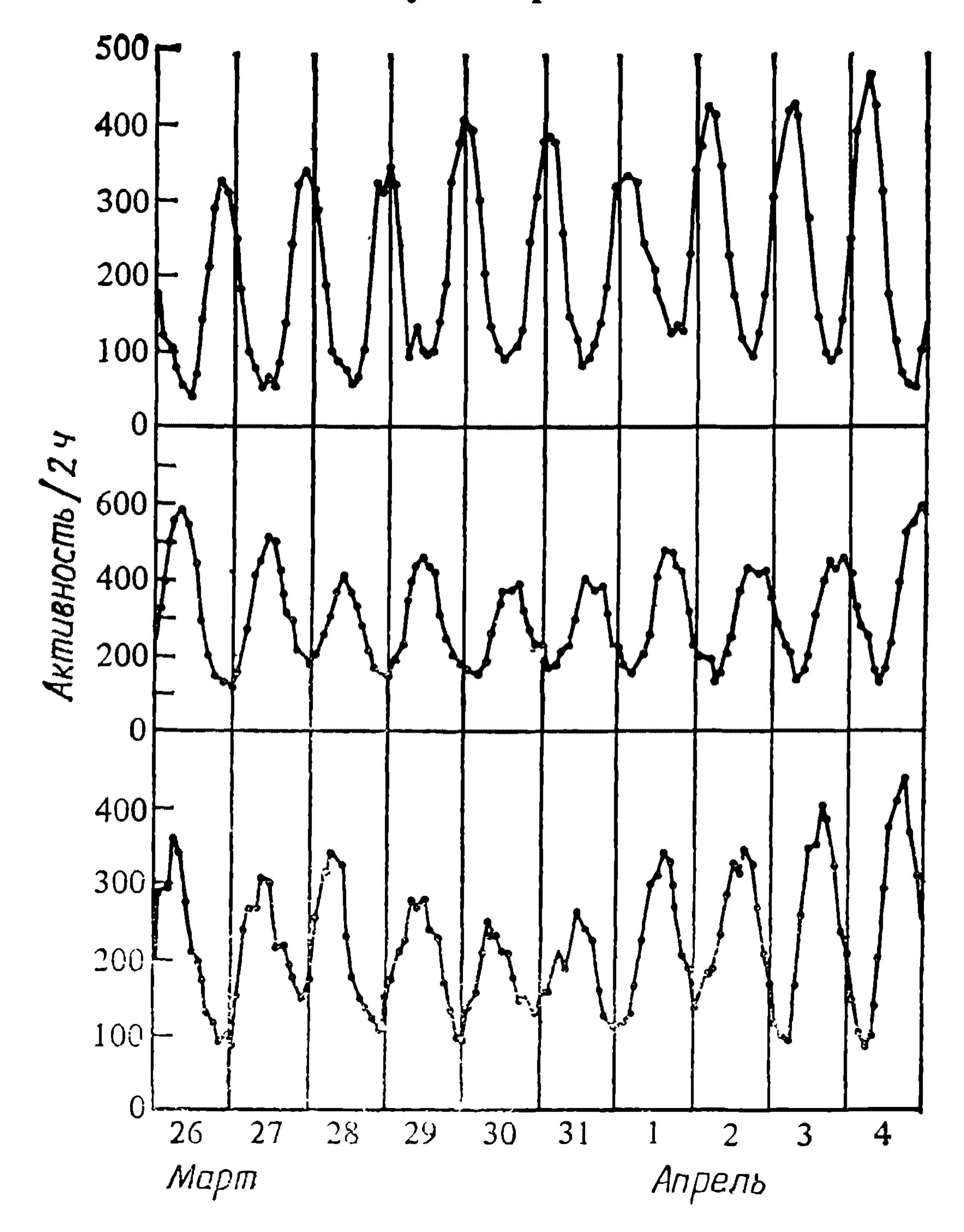


Рис. 4.5. Активность трех разных мышей, суммированная за последовательные двухчасовые периоды. Животных выращивали и подвергали испытанию при непрерывном освещении, но тем не менее у них наблюдается циркадный ритм активности. (Aschoff, 1960.)

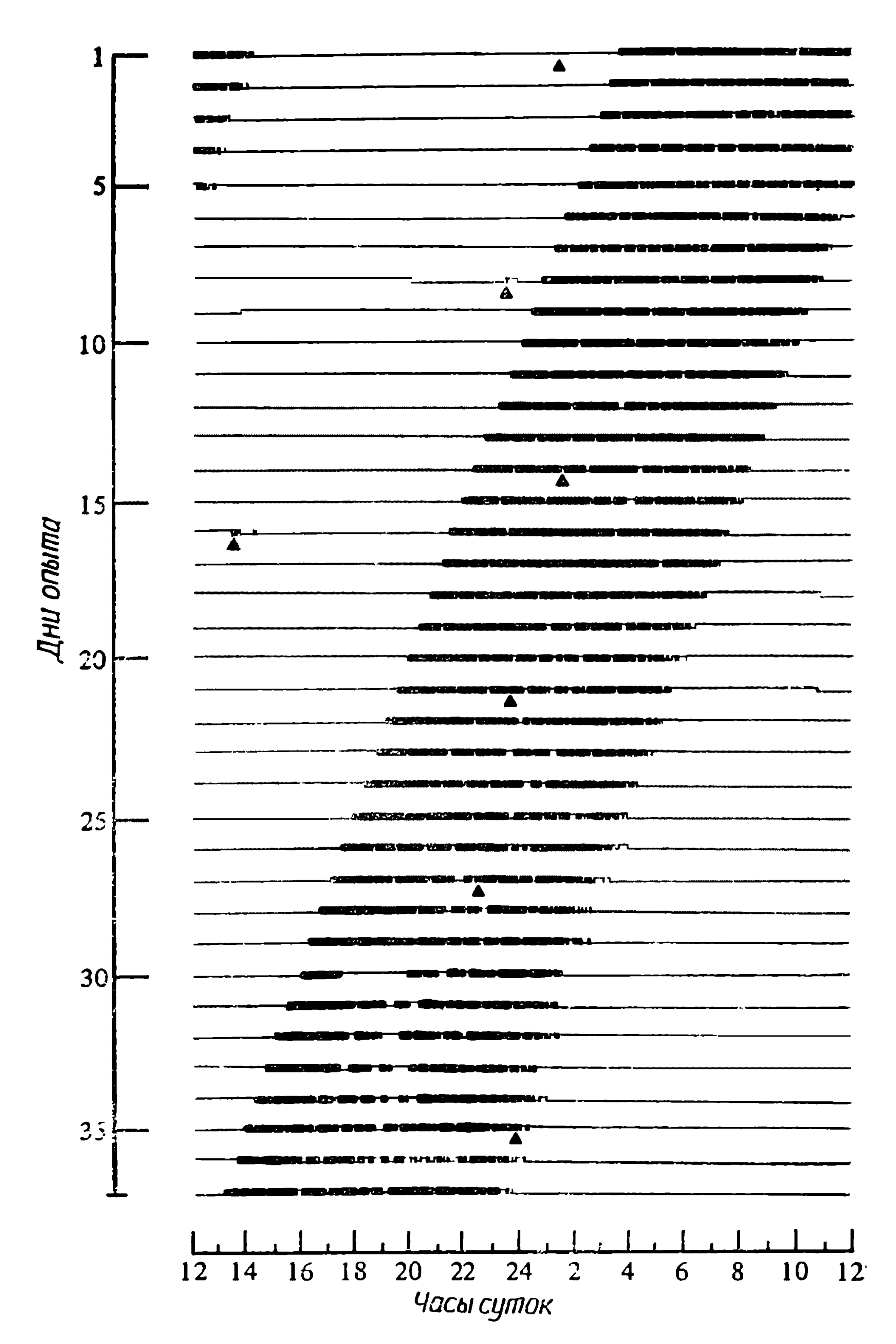


Рис. 4.6. График активности одной летяги в вертящемся колесе при непрерывном содержании в темноте в течение 37 дней. (DeCoursey, 1960.)

Каждая линия соответствует одному дню. Жирными полосками показаны периоды бега в колесе, треугольниками — время дачи корма. Можно видеть, что, как и в случае большинства независимых ритмов активности, период этого цикла слегка отклоняется от 24 ч. В данном случае летяга каждый день начинала бегать в колесе немного раньше, чем в предыдущий день.

эндогенности ритма животных обычно содержат в условиях непрерывного освещения или постоянной темноты, регистрируя при этом их активность или другие ритмы. В таких условиях у многих животных наблюдается продолжение обычных для них периодических колебаний активности, хотя циклы могут быть несколько длиннее или короче суток (рис. 4.5 и 4.6). Согласно «правилу

Ашофа», направление и степень такого отклонения от строгого 24-часового цикла зависит от интенсивности освещения и от того, в какое время активно данное животное в природных условиях — днем или ночью (Marler, Hamilton, 1966). Хотя известны исключения из этого правила, в общем оно оказалось полезным.

Продолжение данного ритма в условиях постоянного освещения или темноты позволяет думать, что он является эндогенным, хотя нельзя исключить, что существует какой-то невыявленный фактор, действующий как датчик времени. Ряд различных данных говорит о том, что ритмы могут быть подлинно эндогенными (Marler, Hamilton, 1966).

1. Эксперименты с переносом. Если по видимости эндогенный ритм на самом деле подчиняется какому-то неустановленному стимулу, связанному с вращением Земли, то после перевозки животного на другую долготу этот ритм должен тотчас же измениться. Обычно этого не происходит; у животных, перевезенных таким образом без изменения прочих условий, сохраняются первоначальные ритмы. (Трудности приспособления к новому ритму хорошо знакомы всем, кто совершал дальние перелеты на реактивных самолетах.)

2. «Остановка часов». Охлаждая животных почти до замерзания, можно, по существу, остановить ход предполагаемых «биологических часов» организма. После согревания животного цикл его активности возобновляется, но уже не совпадает по фазе ни с каким внешним циклическим процессом, который мог бы служить датчиком времени.

3. Отклонение от 24-часового ритма. Сам факт, что периодичность большинства «независимых» циклов несколько короче или длиннее 24 часов, заставляет сомневаться в их экзогенной регуляции. Трудно представить себе стимул, который изменялся бы столь упорядоченным образом и при этом был бы чувствителен к интенсивности света в камере, так что мог бы подчиняться правилу Ашофа.

Концепцию об экзогенной регуляции циркадных ритмов отстаивал Ф. Браун (см., например, Brown, 1972).

Онтогенез многих циркадных ритмов, по-видимому, сильно зависит от генетических факторов. Так, например, у всех ящериц, которых выращивали при разных необычных режимах света и темноты, а затем помещали в постоянные условия, наблюдались сходные циркадные ритмы (см. Marler, Hamilton, 1966).

КРАТКИЕ ВЫВОДЫ

Целью этой главы было вводное описание разнообразных форм поведения, позволяющих отдельным организмам приспособляться к своей среде и выживать в ней. Были рассмотрены такие функции, как локомоция, питание, терморегуляция, поиски убежищ,

избегание хищников, сон, поддержание чистоты тела, выделение, исследовательская активность, игра, использование орудий и биологические ритмы.

Даже такой беглый обзор ясно показал разнообразие форм индивидуального поведения и тех способов, которыми они обеспечивают выживание. Ни одна форма поведения не существует в отрыве от других; все они взаимодействуют друг с другом, и в результате мы имеем организм, способный к выживанию и размножению в определенной среде.

Глава 5

РЕПРОДУКТИВНОЕ ПОВЕДЕНИЕ

Биологическая приспособленность определяется не только способностью данной особи выжить, но также ее способностью внести свой вклад в генофонд следующего и дальнейших поколений, т. е. дать потомство. Организм, который успешно обеспечивает себя пищей и водой, находит убежище и избегает хищников, но терпит неудачу в размножении, будет обладать нулевой приспособленностью. Очевидно, что репродуктивное поведение имеет важное значение для приспособленности и тесно связано с самим определением вида. Ввиду важной роли этого поведения, а также потому, что специалисты обычно не относят его ни к индивидуальному, ни к общественному поведению, мы посвящаем ему отдельную главу. Мы рассмотрим преимущества полового размножения по сравнению с бесполым, фазы полного цикла полового размножения и три примера конкретных циклов.

ПРЕИМУЩЕСТВА ПОЛОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ ПО СРАВНЕНИЮ С БЕСПОЛЫМ

Сущность полового размножения заключается в создании новых генетических комбинаций. В наиболее типичных случаях самец и самка спариваются и производят особей, генотипы которых не идентичны ни генотипу отца, ни генотипу матери. У некоторых животных новые генотипы могут создаваться в результате процессов иного рода. У таких простейших, как парамеции, происходит *аутогамия*, при которой одна особь создает новый гомозиготный генотип. Другие формы, в том числе некоторые плоские черви и моллюски, *гермафродитны*, т. е. имеют одновременно как мужские (производящие сперму), так и женские (производящие яйца) половые железы. Существуют гермафродитные формы, способные к самооплодотворению (Bermant, Davidson, 1974).

Не всякое размножение является половым (т. е. создает новые генотипы). Например, парамеции способны делиться надвое с образованием двух новых дочерних организмов, генетически идентичных исходной особи. Гидроидные полипы (одна из групп кишечнополостных) могут производить идентичных себе новых особей в результате процесса *почкования*. При этом в одной зоне почкования может образоваться несколько новых организмов. Другие животные, в том числе многие насекомые и некоторые

рыбы, способны к *партеногенетическому размножению*, при котором потомство развивается из неоплодотворенных яиц (Bermant, Davidson, 1974).

Огромное большинство животных, особенно форм, возникших сравнительно недавно, размножается половым путем, т. е. путем слияния мужских и женских гамет. Теоретики расходятся во мнениях относительно причин такого преобладания полового процесса. Поскольку половое размножение требует известных затрат, оно, очевидно, должно давать какие-то существенные преимущества. Для объяснения выдвигались следующие главные причины: 1) эволюционное преимущество для популяций, способных изменяться быстрее других благодаря половому размножению; 2) эволюционное преимущество, связанное с тем, что такой способ размножения облегчает видообразование (возникновение новых видов); 3) то, что отдельные родительские особи могут создавать разнообразие в своем ближайшем потомстве, облегчая ему адаптацию к непредсказуемым изменениям среды (Stanley, 1975; Williams, 1966; Wilson, 1975).

ФОРМЫ ПОВЕДЕНИЯ, СВЯЗАННЫЕ С ПОЛОВЫМ РАЗМНОЖЕНИЕМ

Одна из главных особенностей цикла размножения у многих видов — его сезонность, т. е. приуроченность к определенным временам года. Полный цикл размножения включает ухаживание, спаривание, последствия спаривания и заботу о яйцах и детенышах.

Сезонность

Многие виды, особенно обитающие в умеренных зонах, размножаются только в определенное время года. Весенний пик репродуктивной активности у птиц послужил источником вдохновения для многих писателей и поэтов. Другие животные, однако, размножаются в иное время года. Многие виды оленей и лоси размножаются осенью, волки и койоты — в середине зимы, некоторые тюлени и морские львы — в конце весны и в начале лета. В пределах данного вида сезоны размножения часто варьируют в зависимости от географической широты. Общим знаменателем для всех этих различных сезонов размножения служит время рождения детенышей. Хотя у разных животных сроки беременности различны, большинство из них рождает детенышей в конце весны и начале лета. По-видимому, главное преимущество сезонности — то, что она позволяет приурочить появление потомства к хорошей погоде и наибольшему обилию пищевых ресурсов. Брачные сезоны и периоды беременности, по-видимому, согласованы между собой

таким образом, что у большинства видов детеныши рождаются в конце весны и в начале лета (см. Sadleir, 1969).

Факторы, с которыми непосредственно связано начало репродуктивной активности, у разных видов различны. Такие условия, как температура, количество осадков, развитие растительности и длина дня, изменяются в зависимости от времени года, и все они могут влиять на репродуктивную активность у тех или иных животных. По-видимому, начало размножения у многих видов определяется длиной дня, поскольку во многих местообитаниях этот фактор наиболее надежным образом коррелирован со сменой времен года. Так, например, если содержать дальневосточного перепела в условиях короткого дня (8 ч света и 16 ч темноты), то как у самцов, так и у самок репродуктивные органы уменьшаются и половые реакции исчезают. Надлежащее изменение светового режима (16 ч света и 8 ч темноты) приводит к восстановлению как морфологии, так и поведения (Sachs, 1969; Adkins, 1973).

Ухаживание

Функция ухаживания состоит в том, чтобы свести вместе двух животных разного пола в условиях, обеспечивающих большую вероятность успешного спаривания. Прежде всего необходимо, чтобы животное могло найти потенциального брачного партнера. Важность спаривания с особью своего вида и роль брачного поведения в репродуктивной изоляции рассмотрены в главах 2 и 13. Ухаживание нередко представляет собой сложную последовательность взаимодействующих сигналов (например, вроде показанных на рис. 5.1), которые должны привести к спариванию данной особи с подходящим партнером. Для успешного размножения большое значение имеют сроки; при спаривании как самец, так и самка должны находиться в надлежащем физиологическом состоянии. Это достигается синхронизацией циклов, которую обеспечивает взаимодействие внешних стимулов и поведения самих партнеров. Представители классической этологии указывали, что многие формы ухаживания содержат элементы конфликта, нередко по той причине, что первоначальная реакция особи на появившуюся поблизости другую особь может быть агрессивной.

Системы брачных отношений сильно различаются у разных видов. Ряд видов, например некоторые лебеди и гуси, — настоящие моногамы и выбирают себе партнера на всю жизнь. Многие перелетные птицы образуют пары лишь на один сезон. У некоторых приматов наблюдается последовательная полигамия, т. е. образование пар с несколькими партнерами в разное время, на протяжении определенного периода с каждым из них. При одновременной полигамии одна особь бывает связана брачными отношениями одновременно с несколькими особями другого пола. Для многих видов млекопитающих, по-видимому, характерны совершенно бес-

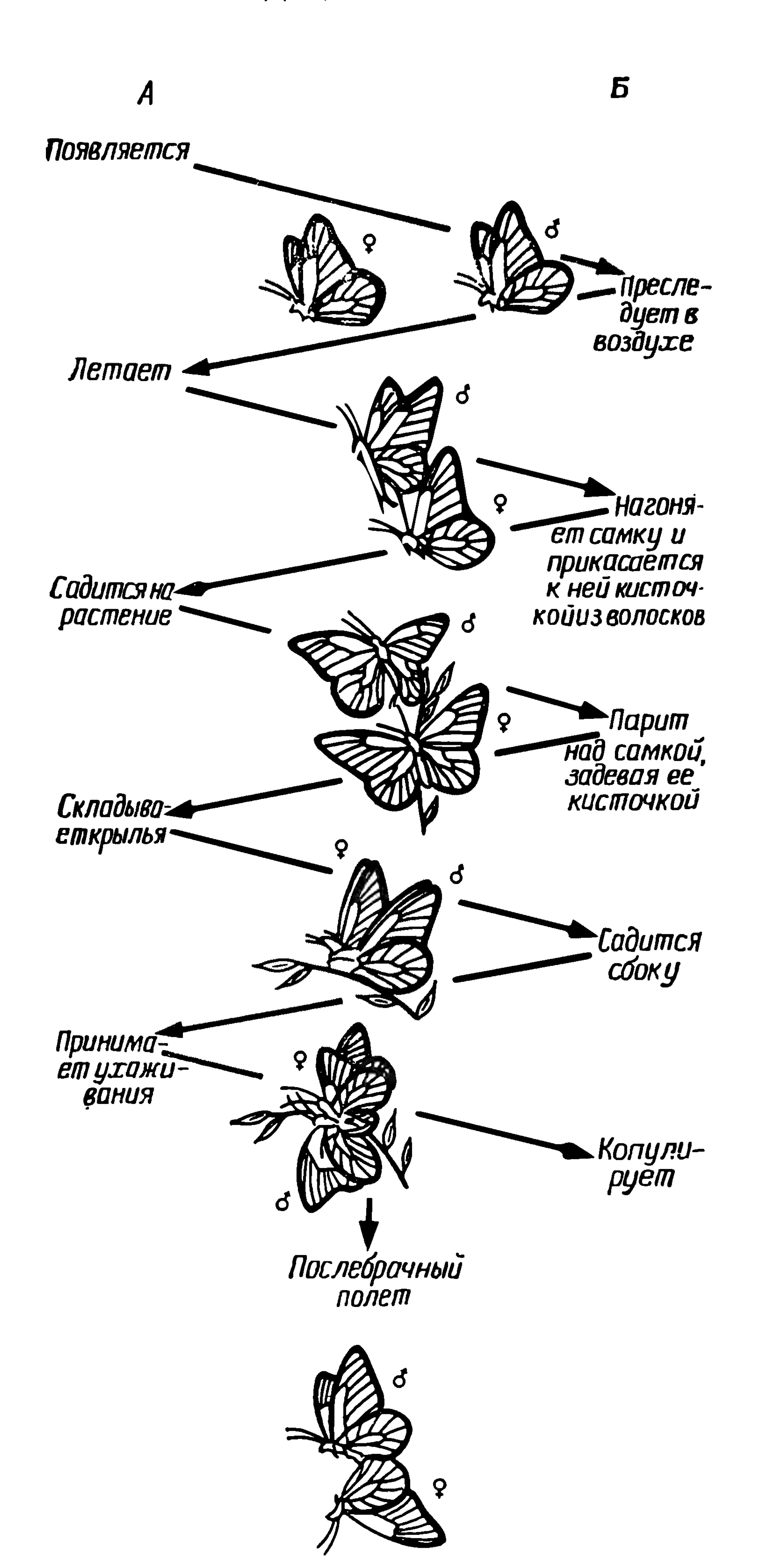


Рис. 5.1. Схема поведения бабочек-данаид при ухаживании, иллюстрирующая цепь последовательных стимулов и реакций во взаимоотношениях между самкой *(А)* и самцом *(Б)*. (Brower, Brower, Cranston, 1965.)

порядочные половые отношения, т. е. копуляции с многими различными партнерами при полном отсутствии пар (см. Brown, 1975).

Формы ухаживания у различных видов очень разнообразны. Ниже приводится несколько примеров.

Членистоногие. Первичное обнаружение особи другого пола часто происходит с помощью обоняния. Например, самцы тутового шелкопряда (*Bombyx mori*) необычайно чувствительны к бомбиколу — половому аттрактанту, выделяемому самкой. Этот аттрактант привлекает самцов на очень больших расстояниях; одной его

молекулы достаточно, чтобы вызвать нервный импульс в рецепторной клетке (Schneider, 1974). Сверчки издают разнообразные звуки, которые привлекают самок, а также играют определенную роль в других аспектах поведения при ухаживании.

Часто встречаются и зрительные сигналы. Самцы манящего краба (*Uca*) производят при ухаживании видоспецифические ритуальные движения своей увеличенной клешней. Пауки-скакуны при ухаживании также осуществляют характерные зрительные демонстрации.

К наиболее эффектным зрительным демонстрациям относятся брачные сигналы светляков (рис. 5.2). Летая над полями или лесами, самцы производят вспышки света, носящие видоспецифический характер. Самки реагируют на сигналы самца своего вида короткой вспышкой. Как латентный период, так и сам сигнал характерны для каждого вида, а также зависят от температуры. Самец отвечает на сигнал самки, все больше приближаясь к ней, и пара продолжает обмениваться сигналами до тех пор, пока самец не опускается и не спаривается с самкой (Lloyd, 1966). Опытный наблюдатель может привлечь самца, имитируя с помощью миниатюрного фонарика реакцию самки в ответ на вспышки самца.

Много работ посвящено ухаживанию у плодовых мушек рода *Drosophila* (см. Spieth, 1974). Выявлен ряд элементов поведения (вибрация крыльев, дрожание ножек, сигнализация крылом, кружение и облизывание), которые в различных сочетаниях составляют ритуал ухаживания у разных видов.

Рыбы. У разных видов рыб наблюдаются различные формы ухаживания. Наиболее подробно описано поведение одной из тропических аквариумных рыб — *Tilapia melanotheron*, у которой выявлены четыре «чисто брачные» формы поведения (которые не встречаются ни при каких других обстоятельствах): быстрые наклоны вниз и вперед, особого рода покачивания головой, покусывание субстрата и неподвижная поза у гнезда (Barlow, Green, 1970). Наиболее выразительная демонстрация в церемонии ухаживания у гуппи — «сигмовидная», или S-образная, поза, принимаемая самцом. У меченосцев самец приближается к самке бочком, а также может приближаться к ней, пятясь задом, трястись всем телом или помахивать гоноподием (Clark, Aronson, Gordon, 1954).

Амфибии и рептилии. Самцы лягушки-быка занимают определенные территории, откуда слышны их громкие хоры. Самок, очевидно, привлекают такие хоры. Многие виды крокодилов издают громкий рев.

Ритуал ухаживания у ящериц *Anolis carolinensis* хорошо знаком многим американцам, у которых есть участок при доме. Самец подпрыгивает в определенном ритме, выставляя напоказ ярко-красный горловой мешок (складка кожи, свисающая под под-

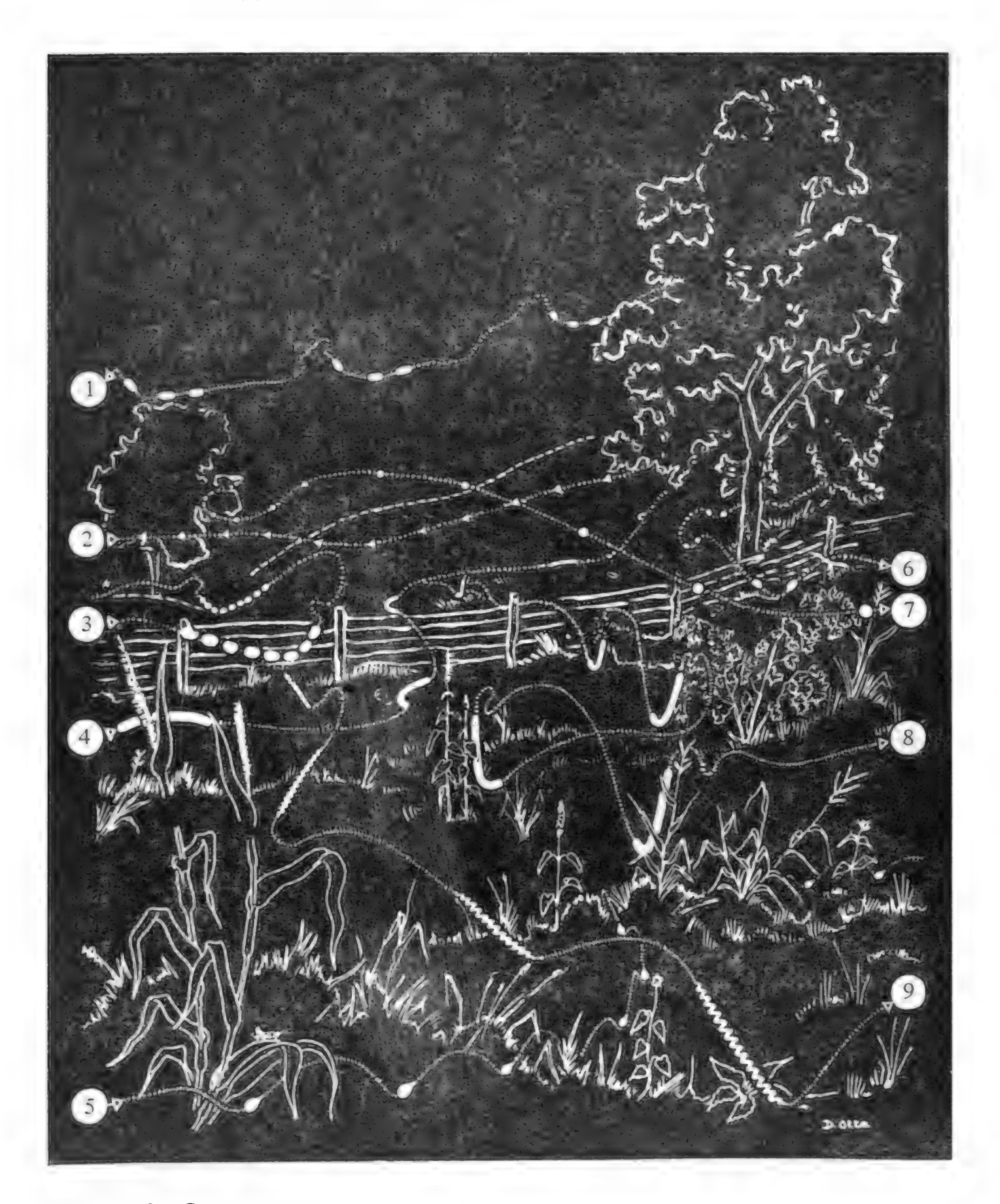


Рис. 5.2. Сигналы, подаваемые самцами разных видов светляков. (Lloyd, 1966.)
На этом схематическом рисунке показаны вспышки света, возникающие при пролетании самцов по различным видоспецифичным траекториям *(1 — 9)*.

бородком) (Grews, 1975). У большинства видов змей в процедуре ухаживания главную роль играет тактильная стимуляция самки и обонятельная стимуляция самца. В так называемых «брачных танцах», при которых две змеи тесно свиваются одна с другой, как выяснилось, участвуют два самца, и взаимодействие между ними носит, вероятно, агрессивный характер (Porter, 1972).

Птицы. Некоторые из наиболее ярких примеров брачного поведения известны у птиц. Сложные церемонии ухаживания у поганок, чаек, уток, цапель и других птиц служили излюбленными объектами изучения для этологов. Пению птиц и связанным с ним легендам также уделялось значительное внимание.

Лоренц изучал различные формы поведения селезней при ухаживании (рис. 5.3); их можно наблюдать на многих прудах с утками. Селезень наклоняет клюв к воде и выгибает тело кверху; при этом он помахивает клювом и испускает громкий свист, сопровождаемый звуком, напоминающим ворчание. Поза «голова вверх — хвост вниз» сопровождается громким свистом. При демонстрации «вверх-вниз» грудь погружается в воду, а клюв совершает резкий взмах вверх и вперед, поднимая при этом фонтан брызг (см. McKinney, 1969).

На рис. 2.1 изображены четыре типа демонстраций у зеленой кваквы. Самцы занимают индивидуальные участки. Занявший участок самец прогоняет с него других самцов, прибегая к поведению «полный вперед». Крики самцов привлекают самок. Вначале самок отпугивает поведение «полный вперед», но они не покидают участок, и в конце концов начинается ухаживание в форме «щелканья» и «вытягивания шеи». Образовав пару, самец и самка летают по территории, иногда демонстрируя интенсивный машущий полет. Последующее поведение ведет ко все большему сближению, пока не произойдет копуляция (Meyerriecks, 1960).

У многих птиц пение служит для того, чтобы прогонять других самцов с занятого участка и привлекать самок. Характер песни у некоторых видов столь же специфичен, как и их внешние признаки.

Млекопитающие. Юэр (Ewer, 1968) сделала обзор некоторых форм брачного поведения млекопитающих. Важную роль в регуляции такого поведения у многих видов играет обоняние. Широко распространены такие действия, как обследование аногенитальной области и обнюхивание мочевых меток. У многих видов самцы, почуяв запах самки, проявляют реакцию Флемена, выражающуюся в вытягивании шеи и приподнимании верхней губы. Эта реакция, по-видимому, скорее облегчает восприятие запаха, чем служит демонстрацией.

Самки млекопитающих нередко побуждают самца к садке, иногда приближаясь к нему, обнюхивая его и облизывая, а часто убегая от него. Во многих случаях бегство самок от самца, по-видимому, служит для того, чтобы привлечь его, а не для того, чтобы действительно убежать.

У дельфинов-афалин ритуал ухаживания включает вокализации, покусывание партнера, обнюхивание его половых органов, трения друг о друга, поглаживания плавниками, выставления напоказ белой нижней поверхности тела, прыжков, погони друг за другом и «бодания» (см. Puente, Dewsbury, 1976).

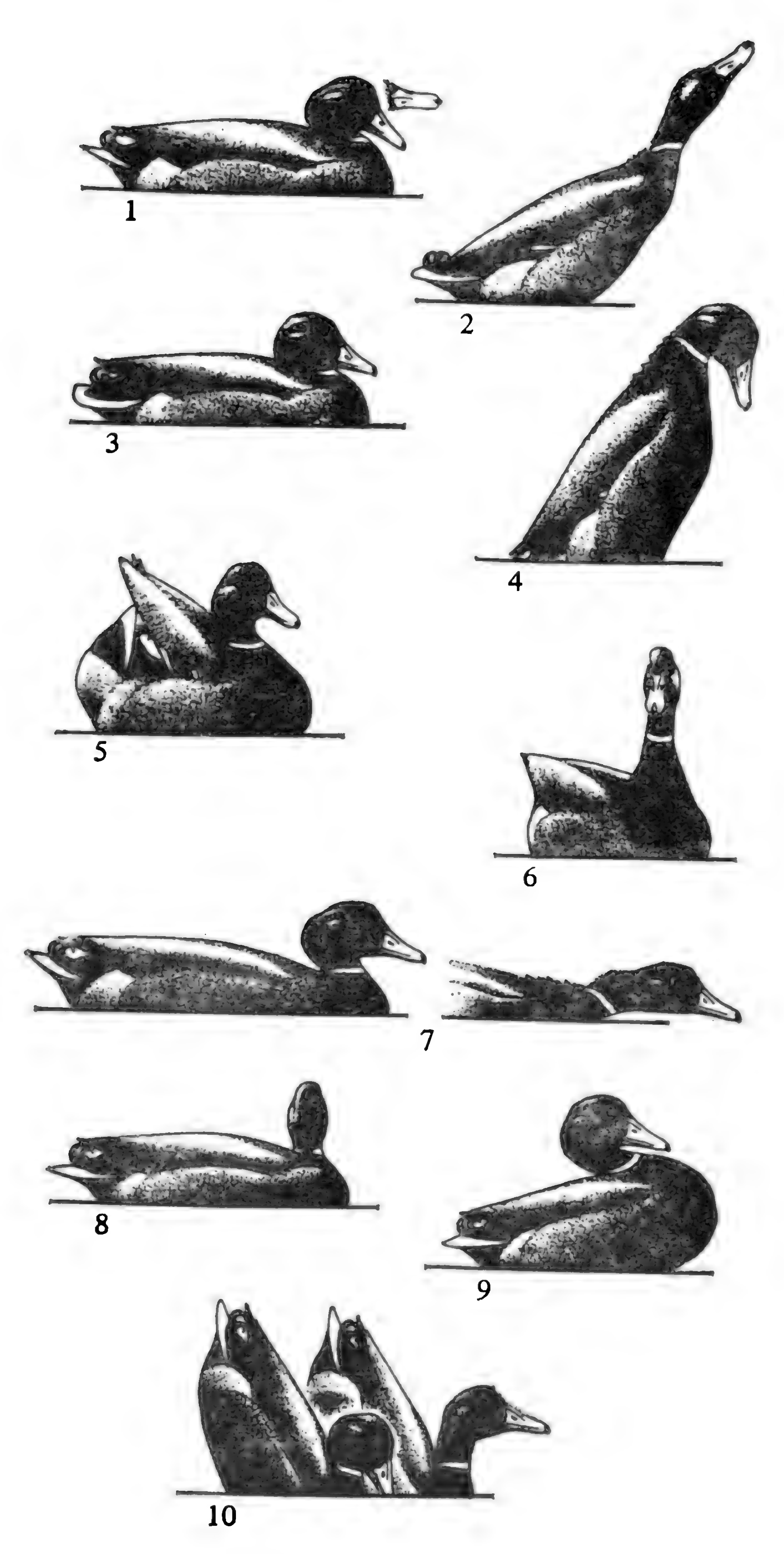


Рис. 5.3. Десять поз, наблюдаемых у кряквы и других уток, добывающих корм на поверхности воды. (Lorenz, 1958.)

1 — начальное покачивание клюва; *2* — вскидывание головы; *3* — помахивание хвостом; *4* — свист и урчание; *5* — «голова вверх — хвост вверх»; *6* — поворот в сторону самки; *7* — поклоны при плавании; *8* — поворот головы затылком к самке; *9* — выпячивание груди; *10* — «вверх-вниз».

Спаривание

Брачное поведение завершается актом совокупления (копуляции), обеспечивающего оплодотворение яиц. Формы копуляции почти столь же разнообразны, как и формы ухаживания, причем оплодотворение может быть либо внутренним, либо наружным. Здесь будет описано в качестве примера несколько различных форм спаривания.

Членистоногие. У многих видов сперма упакована в сперматофоры — своего рода сумки или мешки, содержащие сперму. Наивысшая степень «безличности» достигается у некоторых видов клещей, ложноскорпионов, многоножек и ногохвосток; у этих форм самец оставляет сперматофор на субстрате, а позднее приходит самка, которая забирает его; при этом самец и самка могут никогда не встречаться. У многих водных форм оплодотворение наружное (например, самец мечехвоста *Limulus* прицепляется к самке сзади и остается здесь до тех пор, пока она не отложит в песок яйца, которые он осеменяет). У большинства наземных видов наблюдается та или иная форма внутреннего оплодотворения, при котором сперматофор вводится непосредственно в тело самки при помощи какого-либо придатка (см. Alexander, 1964).

Рыбы. Оплодотворение у рыб может быть либо наружным, либо внутренним. Представители семейства Anabantidae, такие, как гурами или петушки, строят на поверхности воды гнездо из пузырьков воздуха и особого выделяемого ими секрета, и нерест обычно происходит под этим гнездом. Яйца и сперма выметываются одновременно, и яйца оплодотворяются в то время, когда они всплывают к гнезду. У других рыб, таких, как гуппи, меченосцы и гамбузия, сперма вводится в тело самки при помощи гоноподия (видоизмененный анальный плавник). Самец акулы-няньки, ухватывая самку за задний край одного из ее грудных плавников, переворачивает ее на спину и вводит в нее специализированные копулятивные органы — птеригоподии (Budker, 1971).

Амфибии и рептилии. У большинства хвостатых амфибий происходит внутреннее оплодотворение, после того как самка захватывает отложенный самцом сперматофор; у некоторых видов встречается наружное оплодотворение и партеногенез. Большинству лягушек и жаб свойственно наружное оплодотворение, происходящее по мере откладки яиц. Исключение составляют хвостатые лягушки, у которых имеется совокупительный орган, и африканские живородящие жабы, клоаки которых при спаривании соприкасаются. Как правило, половозрелая самка лягушки направляется к самцу, издающему призывные звуки; самец обхватывает самку особым способом (так называемый «амплексус»). Яйца выходят наружу и оплодотворяются в несколько приемов. Если самец обхватывает другого самца или самку, уже отметавшую

икру, то такой ошибочно выбранный партнер издает особый звук, после чего его отпускают (Rabb, 1973).

У рептилий имеет место внутреннее оплодотворение при помощи копулятивных органов. У *Anolis carolinensis* самец схватывает самку за шею, закручивает свой хвост вокруг ее хвоста и вводит в нее один из своих парных копулятивных органов.

Птицы. В отличие от разнообразного брачного поведения птиц процесс копуляции происходит у них более или менее однотипно. У большинства видов нет копулятивного органа, так что сперма переносится из клоаки самца в клоаку самки. При копуляции обе клоаки приходят в соприкосновение. Например, у дальневосточного перепела самец захватывает клювом перья на шее самки, взбирается ей на спину и старается привести свою клоаку в соприкосновение с клоакой самки (Sachs, 1969).

Млекопитающие. Бóльшая часть работ по изучению копулятивного поведения проводилась на лабораторных линиях серой крысы (*Rattus norvegicus*). Поэтому копуляция у крыс будет описана здесь довольно подробно. Если самку в состоянии готовности к спариванию поместить в клетку, в которой находится самец, то дальнейшие события вполне предсказуемы. После первоначального ритуала ухаживания (обнюхивание, беготня, провокации со стороны самки) самец начинает преследовать убегающую самку. Когда он взбирается на самку сзади, она принимает стереотипную позу, называемую лордозом. При этом ее голова и задняя часть тела приподняты, спина прогнута вниз, а хвост отведен вбок. Обычно наблюдаются два типа копуляций. Копуляции одного типа, называемые «интромиссиями», состоят в том, что самец вводит пенис во влагалище самки примерно на четверть секунды, а затем быстро слезает с самки. Перед введением пениса самец может произвести несколько толчков тазом, однако внутривлагалищных толчков пениса не происходит. Примерно после десятка таких коротких интромиссий, следующих друг за другом с минутными интервалами, самец переходит к поведению второго типа, называемому «эякуляцией». При эякуляции самец производит конвульсивные толчки пенисом и обхватывает самку на несколько секунд, прежде чем слезть с нее, после чего принимает стереотипную вертикальную позу. Полный комплект интромиссий, завершающихся эякуляцией, называют «серией». Эякуляция и соответственно внесение спермы никогда не происходят без предварительных интромиссий. После эякуляции половая активность временно прекращается; спустя примерно 5 минут она возобновляется, и начинается вторая серия. Обычно крысы совершают около семи таких серий, прежде чем наступает удовлетворение, признаком которого служит отсутствие попыток интромиссии в течение получаса (Beach, Jordan, 1956).

У самца или самки можно выработать произвольно выбранную оперантную реакцию, используя в качестве подкрепления предо-

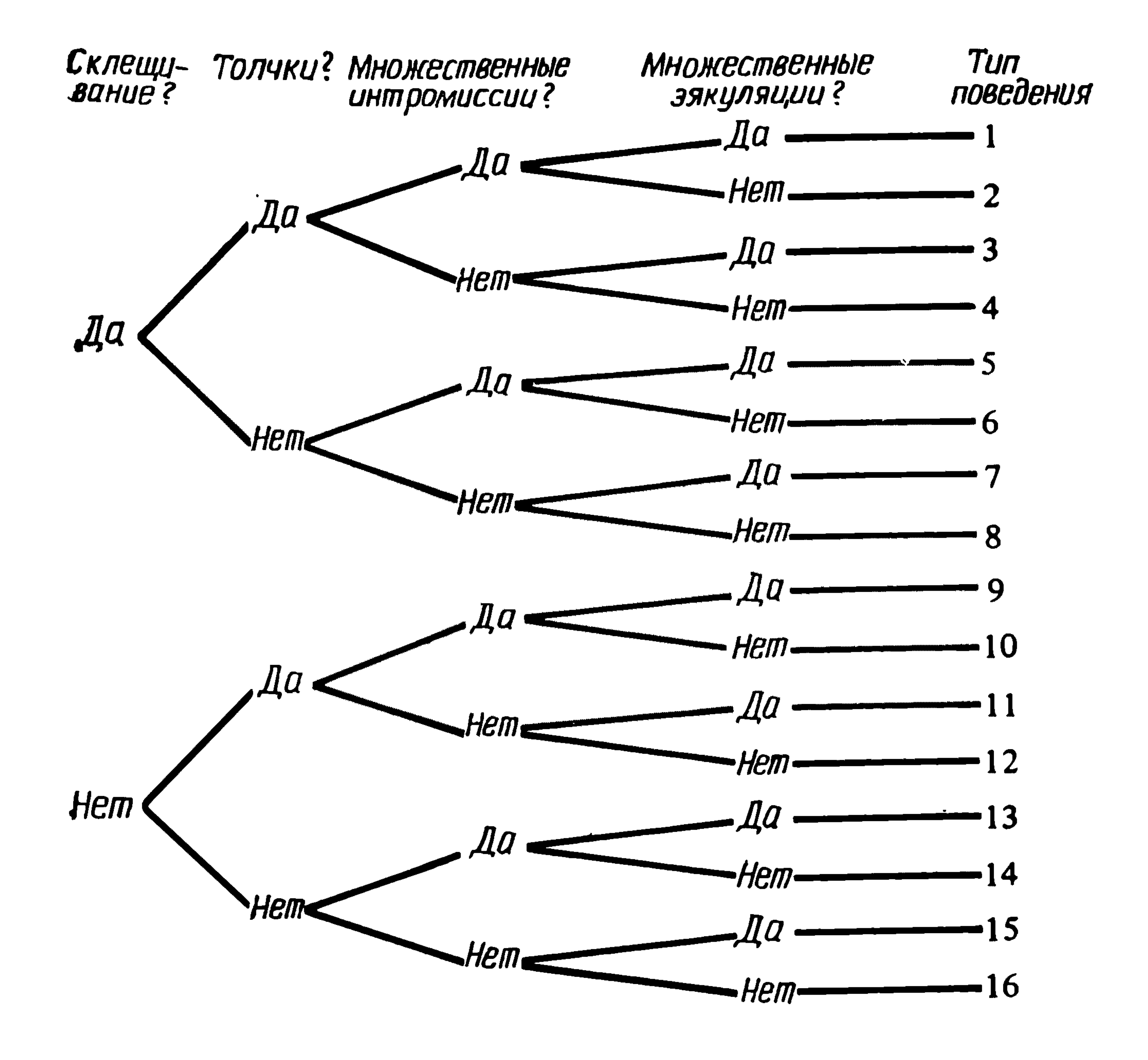


Рис 5.4. Схема классификации типов копулятивного поведения у самцов млекопитающих. (Dewsbury, 1972.)

Тип поведения, характерный для каждого вида, можно классифицировать в зависимости от того, 1) происходит ли склещивание, 2) производит ли самец внутривлагалищные толчки, 3) необходимы ли многократные интромиссии перед эякуляцией и 4) происходят ли при одной садке многократные интромиссии. Существует 2^4, т. е. 16 возможных типов копулятивного поведения.

ставление им возможности копулировать с особью другого пола. Если удовлетворенному самцу предоставить вместо его прежней партнерши другую самку, то он может возобновить половую активность.

Не у всех млекопитающих копуляция происходит таким же образом, как у лабораторных крыс. Возможная схема классификации копулятивного поведения млекопитающих представлена на рис. 5.4 (Dewsbury, 1972). В основе этой схемы лежат четыре критерия: 1) возникает ли во время копуляции «склещивание», т. е удерживается ли пенис во влагалище механически; 2) производятся ли внутривлагалищные толчки пениса; 3) необходимы ли для эякуляции предварительные многократные интромиссии; 4) происходят ли повторные эякуляции в одном эпизоде. Эта система допускает 2^4, т. е. 16 типов копуляции и позволяет охарактеризовать в этом отношении любой вид. У крыс не происходит ни склещивания, ни внутривлагалищных толчков, но эякуляции

предшествуют многократные интромиссии, и эякуляция происходит также многократно. Таким образом, крысы относятся к типу 13.

Собаки при копуляции ведут себя совершенно иначе, нежели крысы (Hart, 1967). Наиболее характерная черта у них — склещивание самца с самкой: пенис самца, находясь во влагалище, наливается кровью, после чего партнерам очень трудно разъединиться, даже если они стремятся к этому. Обычно самец слезает с самки, когда копуляция еще не окончилась, после чего склещенные партнеры стоят друг к другу задом. Копуляция у собак часто продолжается около 20 минут в отличие от очень коротких интромиссий у лабораторных крыс. У собак имеют место склещивание и внутривлагалищные толчки, но у них эякуляции не предшествуют многократные интромиссии и бывает по нескольку эякуляций, так что их поведение относится к типу 3. Типы копулятивного поведения некоторых млекопитающих приведены в табл. 5.1.

Таблица 5.1

Типы копулятивного поведения у самцов некоторых млекопитающих

Вид	Склещивание	Толчки	Многократные интромиссии	Многократные эякуляции	Тип
Собака (*Canis familiaris*)	+	+	—	+	3
Волк (*Canis lupus*)	+	+	—	+	3
Грызун *Ochrotomys nuttallii*	+	—	—	+	7
Домовая мышь (*Mus musculus*)	—	+	+	+	9
Горная полевка (*Microtus montanus*)	—	+	+	+	9
Макак-резус (*Macaca mulatta*)	—	+	—	+	11
Индийский макак (*Macaca radiata*)	—	+	—	+	11
Пенсильванская полевка (*Microtus pennsylvanicus*)	—	+	—	+	11
Серая крыса (*Rattus norvegicus*)	—	—	+	+	13
Когтистая песчанка (*Meriones unguiculatus*)	—	—	+	+	13
Бизон (*Bison bison*)	—	—	—	+	15
Чернохвостый олень (*Odocoileus hemionus*)	—	—	—	—	16

Следует помнить, что типы копуляции различаются во многих отношениях и предложенная здесь схема представляет собой лишь один из возможных способов классификации. Разные виды, относящиеся по копулятивному поведению к одному типу, могут сильно различаться по своим позам при копуляции и количественным аспектам активности.

Результаты спаривания

Главное следствие копулятивной активности — это развитие оплодотворенных яиц. У *яйцекладущих* животных оплодотворенные яйца развиваются вне организма взрослых особей. Необходимые для развития питательные вещества должны содержаться в самом яйце. У *живородящих* форм зародыш развивается в половых путях самки и получает питательные вещества из ее организма. *Яйцеживородящие* виды производят на свет живых потомков, которые развиваются из яиц, образующихся в организме родительской особи, но питательные вещества зародыш получает из яйца. Яйцеживорождение характерно для некоторых видов рыб и змей.

У некоторых млекопитающих для зачатия недостаточно одного лишь переноса спермы от самца к самке. Необходимо еще вызвать у самки ряд нейроэндокринных реакций. У самок ряда животных овуляция происходит только после спаривания. Если самец проявляет слабую копулятивную активность, то вызвать овуляцию ему не удается и, хотя жизнеспособная сперма попадает в половые пути самки, зачатия не происходит. У лабораторных крыс и у многих других грызунов овуляция осуществляется спонтанно, но для того, чтобы матка была подготовлена к имплантации оплодотворенного яйца, необходима достаточно высокая копулятивная активность (см. Conaway, 1971, а также табл. 12.2). В отсутствие достаточной стимуляции, создаваемой спариванием, оплодотворенное яйцо не сможет имплантироваться. У тех видов, у которых овуляция или подготовка матки к имплантации яйца зависит от спаривания, для успешного зачатия нужна целая цепь нервных и гормональных реакций, запускаемых копуляцией (см. гл. 12).

Для того чтобы самец мог максимизировать свою приспособленность, он должен обеспечить, чтобы яйцо самки было оплодотворено *его* собственной спермой, а не спермой какого-нибудь другого самца. У самцов многих видов в процессе эволюции возникли механизмы, позволяющие нейтрализовать результаты предшествующих спариваний с другими самцами и уменьшить вероятность того, что после них самих с данной самкой будут спариваться другие самцы (Parker, 1970). Для этого самцы разных видов прибегают к длительной копуляции, вводят в половые пути самки своего рода «пробку» или же охраняют самку; все это делается для того, чтобы понизить шансы на спаривание с этой самкой другого самца. В семенной жидкости некоторых насекомых содержатся особые вещества, подавляющие реактивность самки и тем самым предотвращающие ее спаривание с другим самцом.

Забота о яйцах и молоди

Многие виды проявляют в той или иной форме заботу о своих яйцах, о молоди или же о том и другом.

Членистоногие. У некоторых видов ракообразных яйца находятся в разного рода выводковых сумках или выводковых камерах. Активной заботы о них родители не проявляют. Некоторые виды ос обеспечивают развивающихся личинок пищей, но заполняют ею гнезда лишь до откладки яиц.

Только у общественных насекомых колония заботится о потомстве вплоть до достижения последним зрелости. Матка медоносной пчелы откладывает яйца в ячейки шестиугольной формы. Рабочие пчелы время от времени посещают ячейки, осматривают и чистят их и кормят развивающихся личинок. После того как рабочие пчелы запечатывают ячейки воском, личинки окукливаются, и спустя 10 дней из ячеек вылетают взрослые особи.

У бродячих муравьев *Eciton hamatum* наблюдается циклическая смена бродячей и оседлой фазы. Соотношение между этими двумя фазами коррелирует с изменениями, происходящими у развивающейся молоди, и регулируется этими изменениями. Во время оседлой фазы одна генерация находится на стадии куколки, и в это же время откладываются яйца. Для бродячей фазы характерно наличие генерации, находящейся в личиночной стадии (Schneirla, 1957); личинки нуждаются в большом количестве пищи, поэтому муравьи днем добывают пищу, а ночью продолжают путь. Во время оседлой фазы развивающиеся личинки созревают и окукливаются; уровень активности колонии в это время заметно снижается

Рыбы. У яйцекладущих видов откладка икры в подходящем месте — один из способов обеспечить ее успешное развитие Некоторые виды строят гнезда, как, например, петушки, устраивающие гнездо из пузырьков воздуха, солнечная рыба, откладывающая икру в круглые ямки в субстрате, или канальный сомик, устраивающий нору в виде тоннеля. Другие виды разбрасывают икру по растениям (карп) или по мелководьям, по песку, гальке или камням (озерная форель); желтый окунь откладывает икру в виде шнуровидных скоплений. Ряд видов, например некоторые сомы, вынашивают икру в ротовой полости. У морских коньков и иглы-рыбы самка помещает икру в специальные выводковые сумки, имеющиеся у самца. Ряд других рыб размножается путем живорождения или яйцеживорождения.

Многие виды, например солнечная рыба, активно защищают своих мальков. Иногда родители активно загоняют мальков в безопасные места. У аквариумной рыбки *Tilapia*, вынашивающей икру во рту, мальки в случае опасности скрываются в ротовой полости самки (Lagler, Bardach, Miller, 1962).

Амфибии и рептилии. Некоторые лягушки и жабы вынашивают икру на спине. У суринамской пипы яйца развиваются в специализированных кожных складках на спине самки, а у жабы-повитухи яйца вынашивает самец Некоторые змеи обвивают кладку собственным телом, чтобы не допускать охлаждения яиц У кро-

кодилов бывают различные гнезда — от простых ямок, которые животные роют для откладки яиц, как это делает большинство рептилий, до кучек из растительных и других материалов.

Истинное родительское поведение у амфибий и рептилий встречается, по-видимому, довольно редко, однако у некоторых видов оно все-таки проявляется. Известно, например, что аллигаторы защищают как свои гнезда, так и свое потомство.

Птицы. Большинство птиц насиживает яйца в гнезде. Это может делать либо один из родителей, либо оба поочередно. У многих птиц сильно развита забота о потомстве. Многие виды, в том числе чайки, приносят своим птенцам корм в гнездо. Защита птенцов от врагов может быть очень активной, как, например, у морских птиц, живущих колониями.

Паразитические виды птиц, например кукушка и воловья птица, не проявляют заботы о потомстве. Вместо этого они откладывают яйца в гнезда птиц других видов. Разнообразные приспособления, в частности крупные размеры и специфический внешний вид яиц, обеспечивают наибольшие шансы на то, что другие птицы будут заботиться о яйцах этих паразитических видов.

Наиболее сложную форму выведения птенцов мы находим у австралийской глазчатой курицы. Эти птицы складывают большие кучи из гниющих растений. Определенная последовательность действий, в частности открывание гнезда и засыпание его песком, позволяет поддерживать в нем нужную температуру (Frith, 1962).

Млекопитающие. У млекопитающих забота о потомстве достигла высокого развития

Роды. Время суток, в которое рождаются детеныши, различно у разных видов и часто представляет собой видоспецифический признак (см Jolly, 1973). Как правило, роды происходят в гнезде или в каком-либо другом укрытии.

Процесс родов у кошек можно разделить на четыре периода: период сокращений матки, период открытия шейки, период изгнания плода и плацентарный период (Schneirla, Rosenblatt, Tobach, 1963). Наиболее энергичные движения тела происходят в периоды сокращений матки и открытия шейки. Самка припадает к земле, напрягается или изгибается, а иногда трется обо что-нибудь или катается по земле Она вылизывает себя, уже рожденных котят или окружающие предметы В период изгнания плода вылизывание становится более интенсивным Кошка начинает лизать не только себя и котят, но также пуповину и послед, а иногда поедает плодные оболочки и пуповину В плацентарный период самка вылизывает послед и продолжает лизать себя, своих котят и окружающие предметы. Такая последовательность поведенческих актов в общем типична для многих млекопитающих.

Кормление. Наличие молочных желез и связанное с этим выкармливание детенышей молоком составляет один из отличительных признаков млекопитающих У всех млекопитающих самки

выкармливают детенышей, начиная это делать обычно вскоре после родов. Три стадии взаимодействия матери и детеныша в процессе кормления, описанные у кошек и крыс (Schneirla, Rosenblatt, Tobach, 1963; Rosenblatt, Lehrman, 1963), типичны для многих видов. Для первой стадии — стадии *приближения матери* — характерно то, что инициатива кормления всякий раз исходит от матери, которая сама приближается к детенышам. У некоторых видов самка принимает определенную типичную позу. Большинство жвачных кормят своих детенышей стоя; у ламантинов кормление происходит под водой (Bourlière, 1964). У кошек мать во время кормления ложится около котят и изгибает тело, «огораживая» их. Как и у детенышей многих других видов, у котят вырабатывается определенное положение при сосании, так что каждый котенок обычно всегда сосет из одного и того же соска. На второй стадии — стадии *взаимного приближения* — котята становятся более активными и очередное кормление может начинаться как по инициативе матери, так и по инициативе котят. На третьей стадии — *приближения детеныша* — кормление в большинстве случаев начинается по инициативе котенка. Более того, самка, если представляется возможность, нередко стремится убежать и укрыться в каком-нибудь подходящем месте. Постепенный переход от заботы, активно проявляемой матерью, через взаимную инициативу ко все большей независимости детенышей характерен для многих млекопитающих.

В отличие от других видов кролики посещают своих детенышей и кормят их нередко только один раз в сутки. Оленья мышь, напротив, может оставаться с мышатами до 20 часов в сутки (King, 1963).

Уход за детенышами. У большинства видов имеет место уход за детенышами. Родители заботятся о чистоте их шерстки, обычно вылизывая ее, хотя приматы широко используют для этого руки. У некоторых видов вылизывание аногенитальной области, по-видимому, необходимо для стимулирования мочеиспускания и дефекации.

Устройство гнезда. Многие виды строят гнезда главным образом при приближении родов, тогда как другие животные строят в это время новые, более просторные и более сложные гнезда. Гнезда лабораторных крыс до родов устроены просто, наподобие подстилки. Однако после рождения крысят самка строит куполообразное гнездо, полностью покрывающее помет и снабженное лазом, через который она может входить и выходить. Сходные гнезда устраивают и оленьи мыши. Кролики строят еще более сложные гнезда (Ross et al., 1963). Самка роет нору и собирает травинки, соломинки или другие материалы. К этому времени ее обычно прочная шерсть начинает линять. Крольчиха выщипывает такую шерсть и тоже употребляет ее в дело. Хорошо построенное гнездо имеет плотные стенки, окружающие центральную полость,

и со всех сторон закрыто травинками и шерстью. Среди приматов только некоторые полуобезьяны и люди строят специальные убежища, в которых происходят роды (Jolly, 1972).

Перетаскивание детенышей. Обычно самка перетаскивает детенышей либо в зубах, либо на своем животе, груди или спине. У многих грызунов, собачьих и кошачьих мать переносит детенышей в зубах, схватывая их за живот (при этом нередко их тельца загибаются к голове матери), за загривок или за кожу спины. Многие животные, ведущие древесный образ жизни, например ленивцы, носят детенышей на своем животе. Каланы очень часто плавают на спине, а детеныши располагаются у них на животе, оставаясь над водой (Bourlière, 1964). У павианов мать носит новорожденного детеныша на брюшной стороне тела, а в возрасте около 5 недель он начинает постепенно перемещаться, так что детеныши старшего возраста обычно сидят на спине матери верхом (Hall, DeVore, 1965). У некоторых видов детеныши так крепко держатся за сосок, что лишь в редких случаях им приходится вновь отыскивать его. Автор этих строк в течение 20 минут гонялся по виварию за убежавшими самками древесной крысы, которые взбирались на стены и клетки, и на протяжении всего этого времени детеныши ни на секунду не отрывались от сосков своих матерей.

Защита потомства. Большинство млекопитающих защищает своих детенышей. Родители, находясь поблизости от детенышей, обычно бывают гораздо более раздражительны, чем в другое время. Известно много примеров, когда крупные дикие млекопитающие нападали на людей именно потому, что люди вмешивались во взаимоотношения родителей и детенышей. Кинг (King, 1963) отмечает, что ему удавалось установить факт появления помета у находящихся в неволе оленьих мышей при помощи 25-сантиметрового пинцета. Вводя в клетку такой пинцет, можно было легко сгонять самок с их гнезд. Однако после рождения детенышей самки свирепо бросались на пинцет. Самка американского лося не подпускает к своему лосенку никого, в том числе и других лосей, создавая вокруг него кольцевую «подвижную территорию». В отличие от этого самки оленя вапити прячут своих детенышей в укромном месте и часто отвлекают хищников на себя (Altmann, 1963).

Игры и обучение. Детеныши часто играют не только друг с другом, но и со своими матерями. У многих видов родители обучают детенышей всевозможным навыкам, которые будут нужны им во взрослом состоянии. Например, многие виды кошек обучают котят охотиться (Schneirla, Rosenblatt, Tobach, 1963).

Отцовское поведение. Хотя бóльшая часть исследований была направлена на изучение взаимоотношений между детенышами и матерью, следует коснуться и роли взрослых самцов. Забота о потомстве со стороны отцов наблюдается у ряда приматов (Mit-

chell, 1969). В лабораторных условиях у самцов многих грызунов наблюдаются практически все формы родительского поведения, свойственные самкам, кроме кормления молоком. Происходит ли то же самое в природе, пока не установлено. Дадли (Dudley, 1974) сообщает, что у содержавшихся в неволе детенышей калифорнийского хомячка (*Peromyscus californicus*) выживаемость, вес тела и температура тела при различных условиях были выше, когда они развивались в присутствии не только самки, но и самца.

ЦИКЛЫ РАЗМНОЖЕНИЯ У ТРЕХ ВИДОВ ЖИВОТНЫХ

Ввиду большого разнообразия типов репродуктивного поведения дать достаточно полный обзор этого поведения у разных видов невозможно. Между тем цикл размножения каждого животного представляет собой единое целое, приспособленное для успешного создания жизнеспособного потомства. В качестве примеров мы несколько подробнее опишем циклы размножения трех различных видов.

Колюшки

«Трехиглая колюшка (*Gasterosteus aculeatus*), бесспорно, наиболее изученная рыба на этом свете. Ее можно с полным правом назвать белой крысой европейских этологов» (Bermant, Davidson, 1974). Репродуктивное поведение колюшек — результат сложного взаимодействия между самцом и самкой, основанного на специфических знаковых стимулах (см. Tinbergen, 1952a, 1965a).

Колюшки — мелкие рыбки длиной около 50 мм. Вне периода размножения они живут стайками и имеют невзрачную серовато-зеленую окраску. Весной, с увеличением длины дня, секреция половых гормонов у них усиливается, и они начинают мигрировать из глубоких участков пресных водоемов или прибрежных участков моря к мелким пресноводным нерестилищам. Здесь под влиянием температурных стимулов внешний вид самцов и их поведение резко изменяются. Нижняя поверхность тела самца становится ярко-красной, и он покидает стаю, чтобы создать себе отдельную территорию. Эту территорию он защищает от других самцов и даже самок. Одна из обычных форм угрожающего поведения состоит в том, что самец принимает вертикальную позу головой вниз, выставляя напоказ пришельцу красное брюшко, которое, по-видимому, отпугивает других колюшек (рис. 2.3).

Затем самец строит гнездо. Он начинает с того, что выкапывает неглубокую ямку и заполняет ее водорослями и обрывками других растений; затем он скрепляет эту рыхлую массу клейкими нитями секрета, вырабатываемого почками. К концу постройки самец проплывает через гнездо, и в результате оно приобретает форму туннеля.

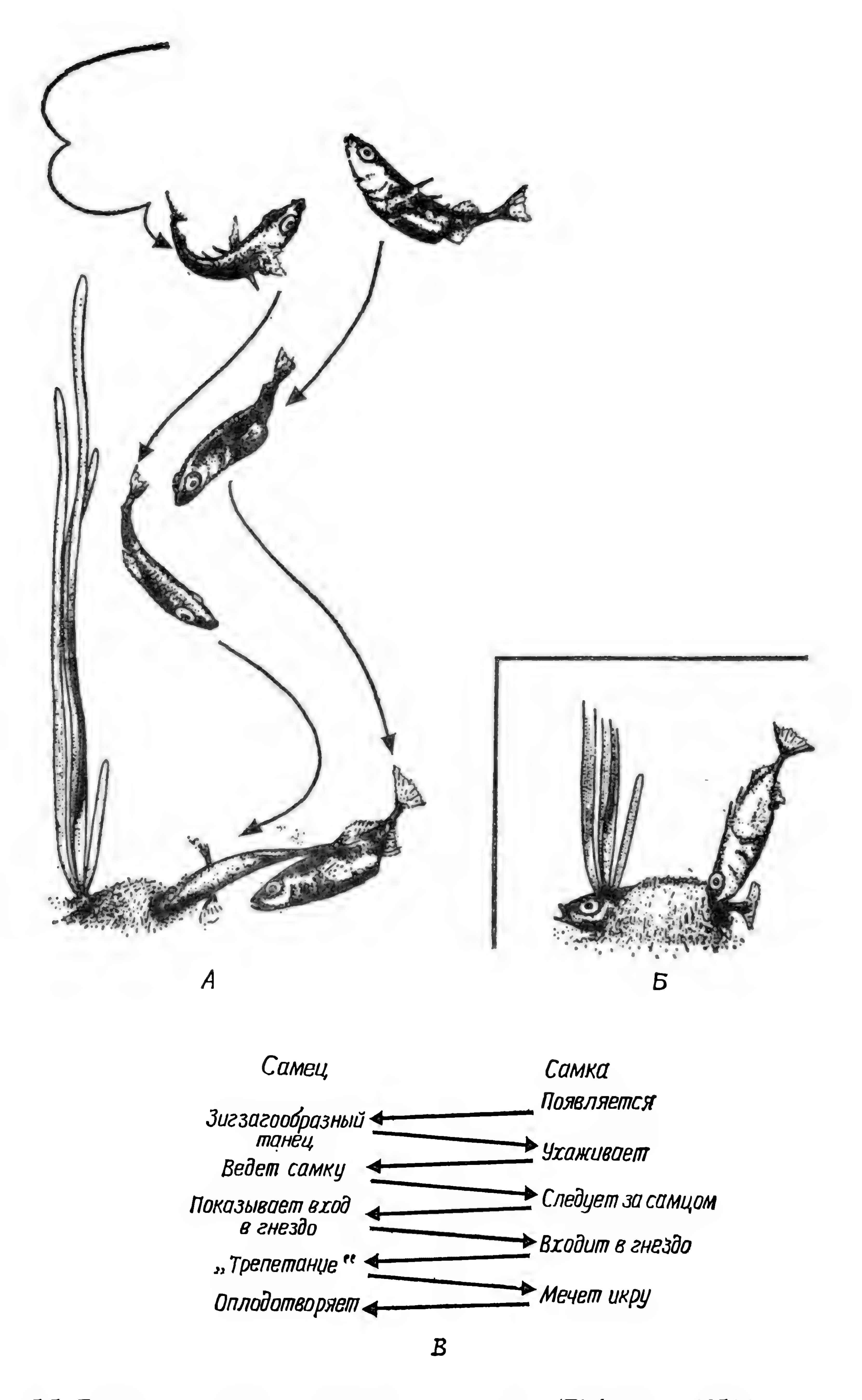


Рис. 5.5 Брачное поведение трехиглой колюшки. (Tinbergen, 1951.)
А. Зигзагообразный танец. *Б*. Действия самца, побуждающие самку войти в гнездо. *В*. Схема последовательных стадий в процессе ухаживания.

Когда постройка гнезда завершена, самец вновь изменяет свою окраску и верхняя сторона его тела становится голубовато-белой. Такая окраска привлекает самок на его территорию. Яйцевидная форма, придаваемая самке ее вздувшимся брюшком, стимулирует самца продемонстрировать стереотипный «зигзагообразный танец» (рис. 5,5, *А*). Во время «танца» самец то приближается к самке, то отдаляется от нее; это движение Тинберген (Tinbergen, 1951) объясняет как ритуальное чередование агрессивных приближений и брачных «подманиваний» к гнезду. Самец при этом иногда задевает самку своими шипами. Если самка согласна принять самца, она сигнализирует об этом позой «голова вверх». Самец подводит самку к гнезду и показывает ей вход, принимая особую позу — ложась на бок, головой ко входу. Самка входит в гнездо, после чего самец начинает вертеться над гнездом и тыкаться носом в основание хвоста самки (рис. 5.5). Это стимулирует самку к откладке икры. После того как самка покинет гнездо, самец входит в него и оплодотворяет икру.

После спаривания с двумя-тремя самками самец приступает к выполнению своих родительских обязанностей и вновь приобретает покровительственную окраску. Он аэрирует икру, прогоняя над ней воду при помощи стереотипных обмахивающих движений плавников. Спустя примерно неделю после оплодотворения из икры вылупляются мальки, которых самец охраняет. Если один из мальков отплывает слишком далеко от гнезда, самец берет его в рот и выплевывает назад в гнездо.

Таким образом, из сложного взаимодействия между знаковыми стимулами, исходящими от самца и от самки, складывается полная согласованная картина поведения, обеспечивающая успешное размножение колюшки.

Кольчатая горлица

Подобно тому как представители классической этологии — Тинберген и его сотрудники — расчленили циклы репродуктивного поведения у колюшек на сложные взаимодействия между самцом и самкой, так и представители сравнительной психологии Д. Лерман с сотрудниками проанализировали репродуктивные циклы горлиц. Некрупные родичи сизого голубя — кольчатые горлицы (*Streptopelia risoria*) — хорошо размножаются в неволе, что дает возможность изучить их сложное репродуктивное поведение (Lehrman, 1964, 1965).

В опытах Лермана пару горлиц помещали в специальную клетку для размножения, с гнездовым лотком и материалом для постройки гнезда. На этой стадии яйцевод самки весит примерно 800 мг, а зоб как у самца, так и у самки — около 900 мг. В первый день у птиц наблюдаются главным образом действия, связанные

с ухаживанием; при этом самец важно шествует по клетке, демонстрируя особый ритуал «поклонов с воркованием», который незабываемо воспроизводил покойный д-р Лерман: самец делает стереотипные поклоны в сторону самки, издавая при этом характерные воркующие звуки. Спустя несколько часов птицы при помощи других, «гнездовых» воркований возвещают о выборе места для гнезда; обычно это какая-нибудь впадина, вроде внутренней части гнездового лотка.

В течение примерно недели пара занимается постройкой гнезда и копуляцией. Самец собирает бóльшую часть необходимого материала (соломинки, хвоинки и т. п) и приносит его самке, которая принимает этот материал и использует его для постройки гнезда. Изредка роли меняются, но, как правило, самец в основном собирает материал, а самка строит. В этот период пара не будет насиживать яйца, если даже подложить их в гнездо

По прошествии такой недели самка начинает проявлять заметную привязанность к гнезду. Она проводит на гнезде бóльшую часть времени, а иногда, взяв ее в руки, можно даже обнаружить, что она вцепилась в гнездо когтями. Это означает, что самка почти готова отложить яйцо. К этому времени вес яйцевода увеличивается в 5 раз, достигая примерно 4000 мг. Первое из своих двух яиц самка горлицы откладывает около 4 часов дня, а второе — на следующее утро около 9 часов.

В период откладки яиц поведение птиц резко изменяется. Если в более ранний период птицы не стали бы сидеть на яйцах, то теперь насиживание составляет их главное занятие. Самка обычно начинает насиживать в какой-то момент в промежутке между откладкой первого и второго яиц, а самец — в день откладки второго яйца. Птицы сидят на яйцах поочередно, причем «смена» самца, как правило, приходится на середину дня и продолжается 6 часов, а самка насиживает непрерывно на протяжении остальных 18 часов. Птенцы вылупляются примерно через две недели, однако родители продолжают сидеть на гнезде еще несколько дней, чередуясь в общем так же, как и при насиживании яиц.

Ко времени появления птенцов зобы родительских особей увеличиваются и вес их достигает примерно 3000 мг. Родители кормят птенцов «голубиным молоком» — веществом, которое выделяет эпителиальная выстилка зоба и которое они отрыгивают.

Птенцы выходят из гнезда в возрасте 10—12 дней, но продолжают выпрашивать корм. Когда возраст птенцов достигает 14—15 дней, родители слабее реагируют на выпрашивание корма, а птенцы начинают сами клевать в поисках пищи. Примерно через 20 дней после вылупления птенцов возобновляется церемония «поклонов с воркованием» и начинается новый репродуктивный цикл. Полный цикл — ухаживание, копуляция, постройка гнезда, откладка яиц, насиживание и забота о птенцах — занимает около 6—7 недель.

Лерман и его сотрудники провели обширную серию экспериментов по изучению стимуляции репродуктивного поведения горлиц и определяющих его гормональных факторов (см. гл. 12). Следует подчеркнуть, что на всем протяжении цикла в поведении как самца, так и самки происходят резкие изменения. На одной стадии они копулируют и строят гнездо, на другой — насиживают яйца. Эти резкие смены в готовности к выполнению определенных актов происходят в результате совместных действий обеих птиц и той стимуляции, главным образом слуховой и зрительной, которую они получают друг от друга.

Макаки-резусы

У приматов поведение варьирует несколько больше, чем у других животных, и в значительной мере зависит от условий, в которых проводятся наблюдения. Репродуктивное поведение макаков-резусов (*Macaca mulatta*) изучалось в лаборатории (Kuehn, Young, 1965; Michael, Saayman, 1967; Harlow, Harlow, Hansen, 1963), в их естественном местообитании в Индии (Southwick, Beg, Siddiqi, 1965) и в интродуцированной популяции на Пуэрто-Рико, в Кайо-Сантьяго (Carpenter, 1942; Kaufmann, 1965; 1971).

Эти кочующие по обширной территории обезьяны живут группами, состоящими из взрослых особей и молодняка; в группу входит от 10 до 50 и более животных, в зависимости от обстоятельств. В лабораторных условиях копулятивное поведение можно вызвать у резусов в любое время года, однако в природе копуляции происходят чаще всего осенью. Менструальный цикл у самок продолжается примерно 28 дней. Они, как правило, проявляют готовность к спариванию (рецептивны) на двух стадиях этого цикла: 1) где-то между двумя менструациями, предположительно в период овуляции, и 2) в период самой менструации и около него. Период готовности к спариванию, по различным данным, продолжается у самки 6—11 дней. В это время у нее отмечается заметное набухание и покраснение седалищных мозолей.

Рецептивные самки образуют кратковременные пары с отдельными самцами. При этом самец и самка все время тесно связаны друг с другом: они вместе перемещаются, вместе кормятся и часто чистят друг другу шерсть. Такие отношения могут продолжаться от нескольких часов до нескольких дней. Обычно за один эстральный период самка успевает вступать в подобные отношения с тремя разными самцами. С копуляцией связан ряд определенных поведенческих актов. Самки «подставляются» самцам, приближаясь к ним и принимая стереотипную позу, при которой они обращены к самцу своими набухшими красными седалищными мозолями. Это, по-видимому, служит «приглашением» к копуляции. Сообщалось, что у самок, находящихся, видимо, в состоянии

сильного полового возбуждения, наблюдается спорадический рефлекс, выражающийся в быстрых сгибаниях и разгибаниях доминантной кисти и всей руки. Сообщалось также об усилении «зевательной» гримасы и агрессивного поведения.

Как в природных условиях в Индии, так и в лаборатории копуляции не всегда предшествовали те или иные демонстрации. Самец делает садку, упираясь кистями рук в спину самки и обхватывая ее задние конечности своими ступнями. По копулятивному поведению резусы относятся к типу 11 (см. табл. 5.1), т. е. у них не бывает «склещивания», наблюдаются внутривлагалищные толчки пениса и эякуляции не должны предшествовать множественные интромиссии, хотя они обычно происходят, и в одном половом акте имеет место несколько эякуляций. При лабораторных тестах промежуток между первой интромиссией и эякуляцией составлял в среднем от 2 до 14 минут, различаясь у разных животных и в зависимости от условий. В среднем эякуляции предшествует 5 садок без интромиссий и 4 садки с интромиссиями. При интромиссии самец производит от 4 до 10 внутривлагалищных толчков. После эякуляции наступает ясно выраженный рефрактерный период, а затем копулятивная активность возобновляется и происходит еще несколько серий эякуляций.

Известны случаи, когда у самок наблюдалась течка во время беременности.

Самка резуса до некоторой степени отключается от обычной деятельности своей группы за несколько дней до рождения детеныша и в течение нескольких последующих дней. Ее материнское поведение можно разделить на три стадии: 1) тесный контакт с детенышем и его защита; 2) амбивалентность; 3) отталкивание. На первой стадии детеныш проводит почти все время в тесном контакте с матерью. Новорожденный практически только сосет мать и спит. К концу первой недели детеныш понемногу начинает самостоятельно передвигаться. В возрасте около трех месяцев он покидает самку на время игры, исследования окружающей обстановки и поисков пищи. По мере развития детеныша частота положительных реакций со стороны матери, таких, как чистка шерсти, укачивание, перетаскивание, уступание, подставление, обнимание, удерживание возле себя и стремление вернуть к себе, снижается, а частота отрицательных реакций, например угроз и наказаний, повышается. Кормление детеныша молоком вначале уменьшается постепенно, но затем резко обрывается с рождением нового детеныша (спустя примерно год после первого). Детеныши обычно держатся возле матери в течение нескольких лет, хотя она не позволяет им сосать себя после рождения нового детеныша.

Самцы резусов в естественных условиях почти не участвуют в выращивании потомства, хотя в неволе они иногда проявляют некоторую заботу о детенышах (см., например, Redican, Mitchell, 1973).

Постепенное изменение взаимоотношений между матерью и детенышем обусловлено изменениями, происходящими у них обоих и составляющими часть полного репродуктивного цикла.

КРАТКИЕ ВЫВОДЫ

У различных видов животных выработались самые разнообразные способы размножения, каждый из которых приспособлен к особой среде обитания данного вида. Животные чаще размножаются половым путем, хотя в некоторых группах встречается бесполое размножение.

Формы поведения, сопровождающие половое размножение, связаны с его сезонностью, церемонией ухаживания, спариванием, последствиями спаривания и заботой о яйцах и потомстве. Многие животные размножаются в определенное время года, с тем чтобы рождение потомства приходилось на период, оптимальный в отношении ресурсов среды.

Функция ухаживания состоит в том, чтобы обеспечить обнаружение и опознание потенциальных партнеров, принадлежащих к соответствующему полу и виду, и синхронизировать их репродуктивную активность. Спаривание приводит к внутреннему или наружному оплодотворению и связано со сложными видоспецифическими формами поведения. После спаривания наступает беременность; у самки могут индуцироваться необходимые для зачатия нейроэндокринные реакции, и период готовности к спариванию прекращается.

Многие виды проявляют заботу о яйцах, о потомстве или же о том и другом.

Для того чтобы дать представление о том, как различные аспекты репродуктивного поведения складываются в целостные репродуктивные циклы, в этой главе были описаны циклы размножения колюшек, кольчатых горлиц и макаков-резусов.

Глава 6

ОРГАНИЗАЦИЯ СООБЩЕСТВ И ОБЩЕСТВЕННОЕ ПОВЕДЕНИЕ

В XIX веке фраза Дарвина о «выживании наиболее приспособленных» неверно истолковывалась представителями общественных наук как утверждение о происходящей в мире животных непосредственной и непрерывной конкурентной борьбе — «природа с обагренными кровью клыками и когтями». Это в свою очередь использовалось для оправдания «политики невмешательства» в социальных и экономических проблемах. В главе 3 мы уже говорили, что, согласно современным эволюционным воззрениям, отдельные особи должны вести себя так, чтобы максимизировать собственную приспособленность, даже если это не отвечает интересам вида в целом. Не означает ли это, что жизнь состоит в нескончаемой конкурентной борьбе? Ответ, конечно, должен быть отрицательным. Естественный отбор реализует свое действие через дифференциальное размножение и использует для этого гораздо более тонкие способы, чем можно было бы ожидать, исходя из такой упрощенной формулировки. Особи многих видов образуют упорядоченные сообщества с весьма сложной структурой. У многих видов особи не распределяются по всему местообитанию случайным образом и не вступают в конкуренцию со всеми попадающимися на их пути существами, а образуют компактные группы, в которых преобладают дружественные взаимоотношения между особями. Как это ни парадоксально, общественный образ жизни оказался эффективным способом максимизации индивидуальной приспособленности.

В самом широком смысле общественное поведение — это поведение организмов при их взаимодействии друг с другом. Ввиду очевидной важности общественного поведения животных как для них самих, так и для человека, оно было предметом многочисленных исследований. Но поведение и взаимоотношения в сообществах исключительно сложны; как следует подходить к их изучению, чтобы можно было выявить их структуру? Так же как и при анализе многих других явлений, ученые подходили здесь либо с одного, либо с другого конца — с изучения целого или отдельных его частей (см. Crook, 1970). Сообщества животных обладают определенной структурой. Некоторые ученые пытались применить холистический подход, т е. пробовали изучать организацию сообществ в целом и таким образом постичь их сущность. Это разумная стратегия. Однако верно и то, что организованные сообщества представляют собой суммарный результат многочисленных и слож-

ных взаимодействий между отдельными особями. Некоторые исследователи пробовали начать с анализа этих индивидуальных взаимодействий и затем идти вверх, к целостному сообществу. Оба подхода имеют свои достоинства и будут здесь рассмотрены. Анализ общественного образа жизни до некоторой степени сходен с анализом игры в футбол — приходится следить как за общей картиной перемещения игроков по полю, так и за действиями отдельных футболистов. Мы сначала рассмотрим организацию сообщества, а затем проанализируем формы взаимодействия между отдельными особями.

ОРГАНИЗАЦИЯ СООБЩЕСТВ

Мы начнем с холистического, т. е. целостного, подхода к изучению общественного образа жизни — с изучения организации сообщества.

Определения

Не все группировки животных представляют собой организованные сообщества. Эйзенберг (Eisenberg, 1965) выдвинул следующие пять критериев, которым должны удовлетворять организованные сообщества:

1. *Сложная система коммуникации.* Все организованные сообщества обладают той или иной сложной системой коммуникации.

2. *Разделение труда, основанное на специализации.* В организованных сообществах особи, различающиеся по кастовой принадлежности, полу или возрасту, несут разные функции, необходимые для поддержания сообщества.

3. *Когезия* — стремление членов сообщества держаться вместе. Особи, образующие сообщество, обычно стараются находиться в тесной близости друг к другу.

4. *Постоянство состава.* Особи, входящие в состав сообщества, изо дня в день одни и те же; миграции почти не происходит.

5. *Затрудненный доступ для особей того же вида, не являющихся членами данной группы.* Большинство организованных сообществ сопротивляется иммиграции «чужаков».

Организованные сообщества можно противопоставить другим социальным группам животных. В основе всех организованных сообществ, по-видимому, лежит социальная реакция — реакция на другие организмы. Однако не все группы, образованные на основе социальных реакций, представляют собой организованные сообщества. Самец и самка могут объединиться для размножения, как, например, это бывает у колюшек. Однако у таких пар нет постоянства, характерного для организованных сообществ. Стада, стаи и табуны тоже можно противопоставлять организованным сообществам. Истинные *скопления* отличаются от организованных со-

обществ тем, что они образуются в результате несоциальных реакций, обычно реакций на факторы среды. Высокая плотность насекомых, летающих при ярком дневном свете, привлекает множество древесных лягушек. Однако ни насекомые, ни древесные лягушки не удовлетворяют ни одному из пяти критериев организованных сообществ; и те и другие образуют скопления, а не сообщества.

Мак-Брайд (McBride, 1976) создал теоретическую модель для изучения систем общественной организации животных. В результате консультаций с большим числом исследователей поведения животных Мак-Брайд разработал комплекс вопросов, которые следует иметь в виду при изучении организации сообществ. Здесь есть вопросы относительно фаз развития сообщества, каст, специализации групп, типов расселения, репродуктивного поведения, факторов среды и динамических аспектов организации. Подобная система должна послужить превосходной основой для систематического изучения организации сообществ.

Основа организации

Два главных фактора, на которых основана организация многих сообществ, — это доминирование и территориальность.

Доминирование. Иерархическая организация, основанная на доминировании, встречается в самых различных таксономических группах животных.

Определения. Одна из драматических черт многих взаимодействий при наличии доминирования состоит в появлении явной враждебности. Поэтому некоторые авторы стали расценивать враждебное поведение как характерный признак доминирования. Например, Клопфер (Klopfer, 1974, p. 154) утверждает: «Во всех тех случаях, когда одна особь может безнаказанно нападать на другую, имеет место *доминирование*».

Однако не во всех случаях доминирование сопряжено с явной «враждебностью»; иногда оно, например, влечет за собой лишь определенное перемещение в пространстве. Если самец павиана низшего ранга сидит на каком-то месте, то в случае приближения доминирующего самца он уступает ему место. Большинство исследователей признает в этом проявление доминирования, хотя здесь нет ни драки, ни даже угрозы.

Более приемлемое определение доминирования может быть дано на основе дифференциальных привилегий, которыми пользуются разные члены данной группы. Ван Кревельд (van Kreveld, 1970, p. 146) дает общее определение доминирования как «права на первоочередное проявление реакции приближения в одних случаях и реакции избегания в других для одной особи по сравнению с другой». К реакциям первого типа относятся приближение к пище, подходящему участку или партнеру для спаривания, а так-

же агрессия, а к реакциям второго типа — избегание неблагоприятных условий, угроз, нападений и наказаний. Существенное условие иерархической организации с доминированием состоит в наличии какого-либо ресурса, количество которого ограничено и за который поэтому происходит конкуренция. Какая-то особь сумела получить к этому ограниченному ресурсу преимущественный доступ по сравнению с другой особью. Когда доминирующее положение установилось, оно редко оспаривается. Следует отметить, что доминирование не является абсолютным: оно существует относительно определенного другого животного. Узнавание членами данной группы друг друга — необходимая предпосылка иерархической организации сообщества.

«Порядок клевания» у кур. Классическим примером иерархической организации служит так называемый «порядок клевания» («peck order») у кур. В выводке цыплят устанавливается определенная иерархия, основанная на отношениях доминирования. Если корм выдается цыплятам в каком-то ограниченном месте, то можно наблюдать, что один цыпленок всегда подходит к корму первым. Он не позволяет другим цыплятам подойти к корму: если понадобится, будет клевать их; при этом ни один из них не пытается клюнуть его в ответ. Такие отношения бывают особенно ясно выражены в группах, сложившихся недавно; поэтому Шьельдеруп-Эббе, который одним из первых стал изучать иерархическую структуру сообществ, основанных на доминировании, назвал это явление «порядком клевания». Как правило, среди дюжины цыплят имеется лишь один деспот, или «альфа-особь». Эта альфа-особь пользуется правом первоочередного доступа к корму и прочим ресурсам по сравнению со всеми другими особями данной группы. Другой цыпленок, бета-особь, имеет преимущественное право по сравнению со всеми другими, за исключением альфа-особи. В идеальной линейной (последовательной) иерархии можно расположить всех особей данной группы в один ряд таким образом, что каждая из них будет доминировать над всеми особями, находящимися по одну сторону от нее, и занимать подчиненное положение в отношении всех особей, находящихся по другую сторону (Guhl, 1956). Иерархическая структура предоставляет доминирующим особям право первоочередного доступа к пище, воде, местам для ночлега, брачным партнерам и любым другим ресурсам.

Не всякая иерархия имеет идеальную линейную структуру. Встречаются, например, отношения, построенные по принципу треугольника, в которых особь А доминирует над особью В, В доминирует над С, но С — над А. У кур такие треугольники обычно в конце концов распадаются, однако у некоторых других видов они могут сохраняться.

Иерархические сообщества у других видов. Среди членистоногих иерархическая структура с доминированием обнаружена у

некоторых крабов, раков и тараканов. Описана она также у рыбок-меченосцев и ящериц. Среди млекопитающих доминирование наблюдается у таких несходных животных, как грызуны, собачьи, крупный рогатый скот, северный олень и многие приматы. Этот далеко не полный перечень уже показывает, что подобная структура сообщества обычна для широкого круга животных.

У некоторых видов иерархическая структура более лабильна, чем у кур. Кроме того, место, занимаемое в иерархии каждой отдельной особью, может быть различным применительно к разным ресурсам. В некоторых работах, проведенных на крысах и на приматах, было установлено, что самец, которого следовало бы считать альфа-самцом на основе агрессивных взаимодействий, не всегда оказывается самым активным в отношении спаривания. Если бы критерием доминантности был доступ к самкам, то его вообще нельзя было бы считать доминантным самцом. Не следует ожидать, что иерархическая структура во всех случаях будет так же ясна и неизменна, как в описанных классических примерах.

Территориальность. Территориальность связана с доминированием и тоже очень часто служит фактором, определяющим структуру сообщества.

Определения. Как и в случае отношений доминирования, наиболее резко выраженный аспект территориального поведения — это неприкрытая агрессивность, что отражено и в широко принятых определениях территории. Большинство специалистов по поведению животных придерживаются простого определения, предложенного Ноблом (Noble, 1939): территорией называют «любую охраняемую область». Превосходным примером территориального поведения служит поведение самца колюшки. В период нереста самец покидает стаю, занимает определенную территорию и охраняет ее от вторжения других особей с помощью демонстративного поведения. Примеры охраны территории можно найти у многих насекомых, рыб, амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих.

Так же как и определение доминантности, простейшее определение территориальности, основанное на агрессивных взаимодействиях, может оказаться не самым удачным. Кауфман (Kaufmann, 1971) указал на ряд интересных примеров общественной организации, которые нельзя было бы рассматривать как территориальность, следуя традиционным определениям. Носухи — родственные енотам хищники, обитающие в Центральной Америке, — живут стаями, в которые входят самцы и самки. Каждая стая в течение примерно 80% времени находится в центральной зоне своего местообитания. Центральные зоны разных стай не перекрывают друг друга. Однако эти центральные зоны не защищаются в открытую от вторжения других стай. Даже если одна стая входит в центральную зону другой, дело ограничивается лишь кратковременным проявлением враждебности. Такое же отсутствие настоящей враж-

дебности наблюдается у близких родичей кенгуру — иглохвостых валлаби, у которых тоже отдельные группы обладают преимущественным правом на использование определенной зоны, но не охраняют эту зону явным образом. Кауфман приводит далее некоторые результаты, полученные при изучении двух видов птиц — сойки *Cyanocitta stelleri* и одной из муравьеловок. У этих двух птиц также не наблюдается ни явной охраны территории, ни недопущения на нее чужих особей. Тем не менее постоянный обитатель данной территории пользуется правом первенства при кормлении в ее пределах, а на чужих территориях он уступает это право их обитателям. Ни один из этих примеров не соответствует традиционным определениям территориальности, однако все они имеют нечто общее с территориальным поведением.

Кауфман (Kaufman, 1971) предложил разрешить эту проблему с помощью нового определения территориальности. В основе этого определения лежит право первоочередного доступа к ресурсам. По Кауфману, территорию можно определить как *область, в пределах которой ее постоянный обитатель пользуется в отношении доступа к ограниченным ресурсам правом первенства, не принадлежащим ему в других областях.* При таком определении становится ясно, что доминирование и территориальность имеют много общего. Обоим феноменам можно дать поведенческое определение в терминах неприкрытых агрессивных взаимодействий. Однако для каждого из этих явлений, по-видимому, характерен свой особый механизм, обеспечивающий относительно стабильную систему распределения ресурсов, при которой нет нужды вступать в открытую борьбу всякий раз, когда возникает конкуренция за тот или иной ресурс. В иерархическом сообществе с доминированием данная особь имеет преимущественный доступ к ресурсам независимо от того, где они находятся При территориальной организации преимущественный доступ к ограниченным ресурсам имеют разные особи в зависимости от местонахождения этих ресурсов.

Иерархическая и территориальная организации связаны постепенным переходом, а не существуют как две абсолютные альтернативы У некоторых ящериц доминирующий самец пользуется правом первоочередного доступа к ресурсам, где бы они ни находились, тогда как между остальными особями ресурсы распределяются по территориальному принципу. У домовых мышей при низких плотностях популяции наблюдается территориальная структура, однако с увеличением плотности они переходят к иерархической структуре, основанной на доминировании (Davis, 1958).

Хотя большинство исследователей, может быть, никогда не заменят определение территориальности, основанное на явной охране участка, определением, основанным на доступе к ресурсам, последнее привлекает внимание к некоторым важным и интересным аспектам территориальной организации сообщества и их связи с доминированием.

Формы территориальности. Типы территориальной организации чрезвычайно разнообразны. Многие авторы (например, Nice, 1941; Fisler, 1969) пытались разграничить и описать ряд контрастирующих форм территориальной организации. Уилсон (Wilson, 1975) различает следующие пять типов:

Тип **А.** Обширная охраняемая область, в пределах которой животные находят себе убежище, ухаживают, спариваются, выращивают потомство и собирают бо́льшую часть пищи (например, у бентосных рыб, древесных ящериц, насекомоядных птиц, некоторых мелких млекопитающих).

Тип **Б.** Обширная охраняемая область, в пределах которой происходит все, что связано с размножением, но которая не служит главным местом сбора пищи (например, у козодоев и тростниковых камышовок).

Тип **В**. Небольшая охраняемая область вокруг гнезда (например, у многих колониальных птиц, таких, как ибисы и цапли, а также у ос-сфексов).

Тип **Г**. Территории, на которых происходит образование пар и/или копуляция (например, у таких насекомых, как равнокрылые и разнокрылые стрекозы, таких птиц, как полынный тетерев, и таких копытных, как болотный козел).

Тип **Д**. Места для ночлега и убежища (например, у многих летучих мышей, скворцов, домашних голубей).

Такие системы классификации полезны как первое приближение, но они не охватывают всего разнообразия существующих типов территориальной организации. Некоторые типы неизбежно оказываются где-то между выделенными категориями. Ниже перечислены некоторые параметры, по которым могут различаться территориальные формы организации:

1. Принадлежность территории. У некоторых видов, например у колюшки, отдельная особь занимает определенную территорию и охраняет ее от проникновения других особей своего вида. У многих дневных певчих птиц территорию охраняет супружеская пара. У других видов занимает и охраняет территорию целая группа особей, например стадо у мартышек-верветок.

2. Охрана территории. Если принимать традиционное определение «территории», то все территории окажутся охраняемыми. Пересмотренное же определение позволяет различать территории, охраняемые явным образом (например, у колюшки, у болотного козла), от территорий, которые так не охраняются (например, у валлаби или носухи).

3. Степень проявления исключительного права на пользование территорией. Хозяин данной территории может изгонять из ее пределов всех или только некоторых особей того же вида. Есть виды, у которых владелец территории охраняет ее от вторжения всех таких особей, допуская их на свой участок лишь во время короткого брачного периода. В «классической форме» территория

охраняется только от вторжения особей того же пола, что и ее хозяин. В других случаях владелец может охранять свою территорию от всех особей того же вида, за исключением одного-единственного альфа-самца, как это делают упоминавшиеся выше ящерицы. Сойки *Cyanocitta stelleri* и муравьеловки не предъявляют исключительных прав на свою территорию, они лишь претендуют здесь на первоочередной доступ к ресурсам.

Интересная форма территориальности была описана Лейхаузеном (Leyhausen, 1965) у кошек. Согласно его наблюдениям, разные особи, обосновавшись в определенной области, выясняют суточные ритмы активности своих соседей и соответственным образом распределяют между собой территории. В результате тот или иной самец может занимать данный участок в определенное время суток, а в остальное время избегает на нем появляться, уступая его другому самцу.

4. Кормление. У некоторых видов, например у ряда дневных насекомоядных певчих птиц, территории достаточно велики, чтобы владельцы могли находить себе корм в их пределах. В отличие от этого большинство птиц, гнездящихся на побережье, например чайки и ибисы, живут колониями, и им приходится отправляться в поисках корма в другие места.

5. Спаривание. У озерных чаек ухаживание и копуляция могут происходить на «предтерритории» — участке, находящемся вне гнездовой колонии. В отличие от этого птицы, собирающиеся на токовищах, используют свои территории исключительно для размножения; токовище — это как бы коллективное место для спаривания. В классических случаях самцы всякий раз возвращаются на одни и те же места размножения, где они занимают и охраняют относительно небольшие участки На эти участки приходят самки, каждая из которых спаривается лишь с одним самцом. Как правило, самцы, занявшие самые лучшие участки, спариваются значительно больше других. Среди птиц коллективные места для спаривания характерны для тетеревов и турухтанов, а среди млекопитающих — для болотных козлов.

6. Забота о потомстве. Колониальные морские птицы и колюшки выращивают потомство на своих территориях; этого нельзя сказать о видах, которые спариваются на коллективных территориях.

7. Фиксированность территории. В большинстве случаев территории, действительно заслуживающие такого названия, соответствуют определенному участку пространства. Однако горчаки (мелкие рыбы) откладывают яйца в мантийную полость некоторых двустворчатых моллюсков и охраняют область вокруг раковины, даже если моллюск переходит с места на место. Есть основание рассматривать это как одну из форм территориальности (Wilson, 1975).

Другие близкие явления. Существует ряд понятий, близких к понятиям доминирования и территориальности, которые следует отличать от последних.

Лидерство. Термином «лидерство» обычно обозначают способность данной особи воздействовать на характер передвижения группы с места на место. Лидер (вожак) определяет время, скорость и направление передвижения своей группы. Наиболее эффективным лидером в этом смысле не обязательно должен быть самый доминантный индивидуум. Лидерство часто определяется в большей мере опытом, чем физическими способностями. В стадах многих приматов значительную роль в регулировании перемещений группы играют самки (Baldwin, 1971; Hinde, 1974).

Индивидуальный участок. Индивидуальным участком особи называется область, в пределах которой она обычно действует. Многие животные, в том числе большинство грызунов, в течение всей жизни занимают относительно небольшие индивидуальные участки. Такие участки иногда совершенно не охраняются, и их владельцы не имеют никакого преимущественного доступа к ресурсам; индивидуальные участки не следует смешивать с территориями.

Индивидуальная дистанция. Особи многих видов стремятся держаться на определенном расстоянии от других особей своего вида. Это расстояние называют «индивидуальной дистанцией», и его не следует смешивать с территорией. Точно так же защиту потомства обычно не следует рассматривать как пример территориального поведения. Установлено, что одна лишь пространственная близость повышает вероятность агрессивного поведения у столь различных форм, как птицы и приматы (Marler, 1956; Chalmers, 1968).

Дистанция бегства. Так называют расстояние, на которое особь подпускает к себе хищника, прежде чем обратиться в бегство. Дистанцию бегства не следует смешивать с территориальностью, индивидуальным участком или индивидуальной дистанцией.

Усложнения. Несмотря на все удобства, которые создает распределение различных аспектов поведения по упорядоченным категориям, нужно помнить, что поведение животных — вещь очень сложная, и нередко наблюдаемые явления не удается разложить по полочкам, созданным теоретиками. Это не означает, что введенные концепции лишены смысла, но указывает на то, что здесь необходима известная осторожность.

Формы общественной организации довольно лабильны. Проявления общественного поведения у отдельных особей можно изучать в лаборатории; что же касается организации сообществ, то в условиях неволи (как в лабораториях, так и в зоопарках) она распадается, по крайней мере у крупных животных. Кроме того, общественная структура в естественных условиях варьирует у данного вида в зависимости от местообитания. Например, в тех областях, где сезонные изменения растительности делают необходи-

мым кочевой образ жизни, самцы гну перегоняют самок с места на место, защищают их и спариваются с ними во время миграций. В областях с более стабильным растительным покровом самцы охраняют участки, в то время как самки выходят за пределы этих участков и возвращаются обратно (Estes, 1966). Как уже говорилось, структура сообщества может быть непостоянной — иерархия, основанная на доминировании, может сменяться территориальностью в зависимости от плотности популяции. Уилсон (Wilson, 1975) высказывает предположение, что такие зависящие от плотности сдвиги поведения имеют генетическую основу и, возможно, позволяют животным прибегать к различным «функциональным стратегиям», выгодным в тех или иных ситуациях.

Как мы уже видели на примере колюшки, формы общественной организации часто изменяются на протяжении года. Животные могут держаться стайками вне брачного периода, но на время размножения становятся строго территориальными. Тип организации может измениться за один день. В период гнездования на острове Сихорс-Ки (Флорида) для американских белых ибисов характерна территориальность; однако в течение дня один из членов пары летит на материк кормиться, присоединяясь для этого к стае.

Все рассмотренные до сих пор взаимодействия — внутривидовые, однако существуют и межвидовые взаимодействия. Известны примеры межвидовой охраны территорий. У рыб, населяющих коралловые рифы, охраняемая область варьирует в зависимости от того, к какому виду принадлежит вторгающаяся особь; особей своего вида хозяин участка начинает отгонять раньше, чем рыб, принадлежащих к некоторым другим видам (Myrberg, Thresher, 1974).

Примеры организованных сообществ

Изучено много различных типов организации сообществ, однако из-за недостатка места ни один из них не может быть рассмотрен здесь подробно. Тем не менее сообщества по крайней мере трех групп животных заслуживают краткого описания.

Общественные насекомые. Организация сообществ у насекомых отличается большим разнообразием. Наиболее сложная форма общественной организации — *эусоциальность* (т. е. истинно общественная организация) — описана только у муравьев, пчел, ос и термитов (см. Wilson, 1971). Для этой формы характерны три особенности: 1) кооперирование особей, принадлежащих к одному виду, для ухода за потомством; 2) разделение функций, при котором более или менее стерильные особи работают для поддержания жизни своих фертильных собратьев по гнезду; 3) перекрывание по крайней мере двух генераций на тех стадиях жизненного цикла, когда особи участвуют в выполнении работ в колонии (Wilson, 1975).

Общественные насекомые обычно живут большими колониями, нередко насчитывающими тысячи особей, связанных тесным генетическим родством. Разделение труда в этих колониях, как правило, достигает такой степени, что группы, выполняющие различные функции, рассматривают как «касты».

Птицы. У птиц, так же как и у насекомых, формы общественной организации весьма разнообразны. Эткин (Etkin, 1964) описал три общих типа, к которым можно отнести сообщества значительного числа видов.

Певчие птицы, активные днем, обычно образуют постоянные пары на данный сезон размножения и занимают территории, в пределах которых они могут находить насекомых и растительный корм. Для них характерны незначительный половой диморфизм, слабо развитый процесс ухаживания и разделение родительских обязанностей между самцом и самкой; брачные узы обычно распадаются, когда птенцы становятся самостоятельными.

Морские птицы, такие, как чайки и ибисы, занимают небольшие участки, находящиеся в пределах гнездовой колонии. В поисках пищи они летают на большие расстояния от своей колонии. Хищники угрожают главным образом яйцам и птенцам. У этих видов половой диморфизм выражен слабо, а ритуал ухаживания, напротив, очень сложен; заботу о потомстве несут оба родителя, и когда они сменяют друг друга на гнезде, это сопровождается особым церемониалом; для этих птиц характерна также хорошо развитая способность к узнаванию отдельных особей.

Стадные птицы, кормящиеся на поверхности воды, как, например, некоторые виды уток, держатся группами, причем самки имеют покровительственную окраску, тогда как самцы могут быть окрашены очень ярко Специальных территорий для размножения у них нет, хотя нередко самки охраняют гнездовой участок. Забота о потомстве лежит на самке; церемония ухаживания может быть довольно сложной; существенную роль играет узнавание отдельных особей, как, например, в случае импринтинга.

Приматы. У приматов встречается множество разнообразных форм общественной организации, основные черты которых еще только начинают выясняться. Саутвик и Сиддики (Southwick, Siddiqi, 1974) различают шесть категорий общественной организации у приматов:

1) одиночный образ жизни, если не считать пар, состоящих из матери и детеныша (орангутаны);

2) моногамные пары взрослых особей с последним детенышем (гиббоны, игрунки);

3) группы, состоящие из одного самца и нескольких самок с детенышами (мартышки-гусары);

4) объединения из нескольких односамцовых групп вместе с относящимися к ним самками и детенышами (гамадрилы); обычно в такие объединения входят группы типа 3;

5) многосамцовые группы или подобранные по возрасту группы самцов (макаки-резусы);

6) диффузные сообщества без сколько-нибудь компактных или стабильных групп (шимпанзе).

Этот перечень свидетельствует о чрезвычайно широком диапазоне организационных форм у приматов — от одиночного или парного образа жизни до «диффузных сообществ». Чаще всего у приматов встречаются многосамцовые группы или группы самцов, подобранных по возрасту. Факторы, определяющие такую систему организации, будут рассмотрены в главе 15.

ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ МЕЖДУ ОСОБЯМИ В СООБЩЕСТВЕ

Общественная организация в целом представляет собой суммарный результат взаимодействий между отдельными членами сообщества и в то же время накладывает ограничения на типы индивидуальных взаимодействий, которые могут и должны происходить. Изучению взаимодействий между членами сообщества посвящено много исследований.

Коммуникация животных

Коммуникация, или обмен информацией, составляет сущность любого социального поведения. Трудно представить себе общественное поведение без обмена информацией или же систему передачи информации, которая не была бы в каком-то смысле общественной.

Когда какое-то животное совершает некое действие, изменяющее поведение другой особи, можно говорить о том, что имела место передача информации. Подобные взаимодействия часто весьма специализированы и обычно адаптивны для одной или обеих особей.

Системы передачи информации. Можно считать, что в системе передачи информации участвуют семь существенных компонентов (по Sebeok, 1965; Klopfer, Hatch, 1968):

1) *отправитель (передатчик)* — особь, посылающая сигнал;

2) *получатель (приемник)* — особь, поведение которой изменяется в результате этого сигнала;

3) *канал связи* — путь, по которому идет сигнал (например, голосовая и слуховая системы);

4) *шум* — фоновая активность в канале, не имеющая отношения к сигналу;

5) *контекст* — обстановка, в которой сигнал передается или принимается;

6) *сигнал* — поведение, проявляемое отправителем;

7) *код* — полный набор всех возможных сигналов и контекстов.

Как изменяется поведение получателя, зависит от природы

всех этих факторов; на него могут влиять особенности данного конкретного отправителя, конкретного получателя, используемый канал связи, уровень шума, контекст, в котором передается сигнал, и, разумеется, природа самого сигнала.

Методы изучения коммуникации. Здесь используют методы трех основных типов: корреляционный метод, эксперимент и обучение.

Корреляционные методы. Наиболее обычный метод состоит в том, что просто наблюдают за животными и делают выводы об используемых ими системах передачи информации, опираясь на достоверные корреляции между предшествующими и последующими событиями. После обширных наблюдений становится очевидным, что данный сигнал встречается при определенном сочетании условий и оказывает определенное влияние на другой организм.

В случае ухаживания, например, различные акты рассматриваются как брачные сигналы на основании ситуаций, в которых они встречаются, и влияния, которое они оказывают на особь другого пола. Подобного рода сигнал передается в период, предшествующий началу копуляции, а эффект его заключается в повышении вероятности копуляции. Церемонии ухаживания у зеленой кваквы (см. рис. 2.1), бабочек-данаид (см. рис. 5.1) и светляков (см. рис. 5.2) были изучены именно с помощью такого корреляционного метода. Отличение окрикивания от криков тревоги у разных видов птиц (см. рис. 4.1) было основано на характере предшествующих событий (вид появляющегося хищника) и на данных о влиянии этих сигналов на других особей (обычно следует энергичное окрикивание, неподвижность или бегство).

Пожалуй, наиболее широко известный пример передачи информации у животных — это танцы медоносных пчел (von Frisch, 1971). Пчелы-сборщицы производят разведку в области, окружающей улей, разыскивая нектар и пыльцу. Найдя богатый источник корма, сборщица сообщает о его местонахождении другим сборщицам (рис. 6.1 и 6.2). Для этого пчела возвращается в улей и исполняет ритуализованный «танец» на стоящих вертикально сотах. За танцем наблюдают другие сборщицы, которые по его характерным особенностям узнают о том, где находится источник корма. Если расстояние до этого источника меньше 100 м, исполняется *круговой танец*. Пчела «танцует», двигаясь по кругу (рис. 6.1, *А*), после чего другие сборщицы вылетают из улья и находят корм. Если расстояние от улья до источника корма больше 100 м, исполняется *виляющий танец* (рис. 6.1, *Б*), содержащий информацию как о расстоянии до корма, так и о направлении, в котором следует лететь. Расстояние указывается продолжительностью прямого пробега, а также сопровождающим его жужжащим звуком (Wenner, 1962). О направлении полета по отношению к солнцу сообщает угол между линией прямого пробега и направлением силы тяжести (рис. 6.2). По этим данным другие сборщицы, вылетающие из улья, находят источник корма.

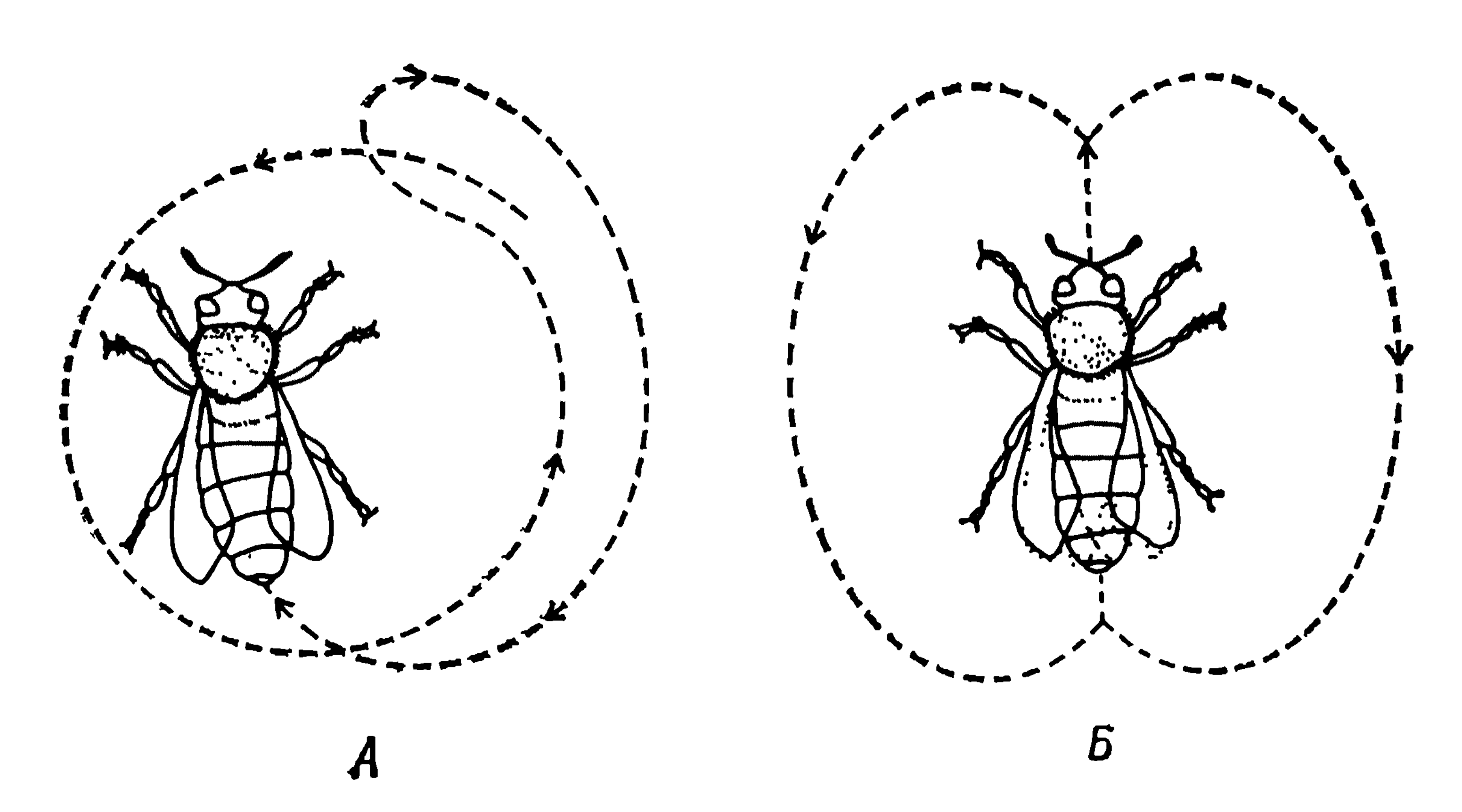


Рис. 61. «Танцы» медоносных пчел. (von Frisch, 1950)
А Круговой танец, исполняемый в тех случаях, когда источник корма расположен менее чем в 100 м от улья. *Б*. Виляющий танец, который исполняется, когда расстояние до источника корма превышает 100 м. Во время прямого пробега брюшко пчелы движется из стороны в сторону и пчела производит звук, напоминающий жужжание.

Корреляционный метод чрезвычайно полезен при изучении систем коммуникации у животных. Однако он таит в себе ряд опасностей, что можно показать на примере изучения такой системы у медоносной пчелы. Первое, что мы узнаём о корреляционном методе из большинства хороших учебников статистики, это то, что *корреляция не означает наличия причинной зависимости*. Мы не можем заключать, что одно событие служит причиной другого, из одного того, что эти два события обычно происходят вместе. В нашем случае вернувшаяся в улей пчела-сборщица танцует, а другие сборщицы покидают улей и находят корм. Должно ли это непременно означать, что сведения о местонахождении корма дает танец?

Не вызывает сомнений, что танцы медоносной пчелы содержат информацию, необходимую для нахождения корма. Опытный исследователь, наблюдая за этими танцами, может определить, на какое из нескольких мест они указывают. Линдауэр (Lindauer, 1961) наблюдал, как роящиеся пчелы исполняют подобные танцы, чтобы указать локализацию подходящих мест для нового гнезда, и, расшифровывая содержащуюся в танце информацию, определял, где находятся эти места. Однако группа американских исследователей высказала предположение, что на самом деле пчелы не используют заключенную в танце информацию для нахождения источников корма (например, Wells, Wenner, 1973; Wenner, 1974). По мнению этих авторов, опытные сборщицы способны находить источники корма по запаху, исходящему от танцующих пчел, опи-

раясь на свое знание расположения источников корма на данной территории. В результате возникли серьезные разногласия относительно того, в какой степени танец действительно используется для передачи информации о местонахождении корма (см. Gould, 1975, 1976). Получению разноречивых данных способствовали различия в постановке опытов разными группами ученых. По-видимому, при разных обстоятельствах используется информация, заключенная в танце, в запахе или как та, так и другая. Положительный вклад Уэннера (Wenner) и его сотрудников состоит в привлечении внимания к тому, что если одна пчела исполняет какой-то танец, а другая находит источник корма, это не обязательно должно означать, что сведения о локализации корма получены из танца. Тем не менее работа фон Фриша остается важнейшим первым вкладом в описание и анализ этой поразительной системы коммуникации.

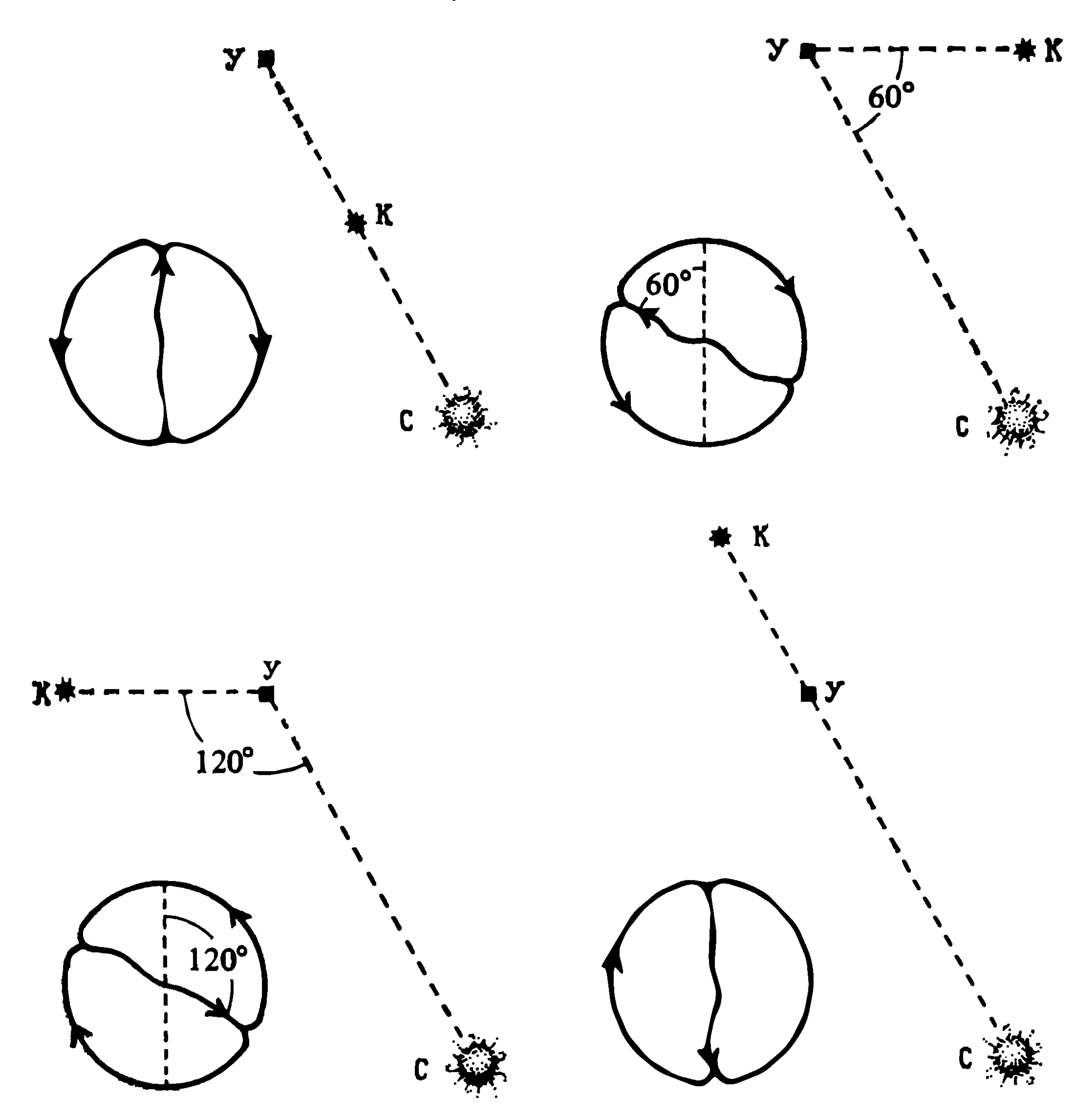


Рис. 6.2. Схема, показывающая, каким образом сведения о направлении к источнику корма закодированы в виляющем танце медоносной пчелы. (von Frisch, 1950, 1971.)

Если к корму надо лететь от улья прямо по направлению на солнце, прямой пробег направлен вертикально вверх. Угол отклонения прямого пробега от вертикали соответствует отклонению пути к корму от направления прямо на солнце. *У* — улей; *К* — источник корма; *С* — солнце.

Экспериментальные методы. Второй возможный подход к изучению коммуникации у животных — это эксперимент, в котором изменяют одну из независимых переменных и наблюдают за тем, как это влияет на какую-нибудь другую, зависимую, переменную. Примером служит использование этологами моделей (макетов) при изучении системы передачи информации. Например, чтобы выяснить, какой сигнал вызывает агрессивные реакции у самцов колюшки (см. рис. 2.3), экспериментатор изменял различные признаки моделей, в том числе их форму и окраску «брюшка». Оказалось, что различные модели провоцируют агрессивное поведение хозяина участка с разной эффективностью (зависимая переменная). Сходные методы использовались при изучении охраны территории у зарянок, брачного поведения у бабочек и спасения бегством у птиц (Tinbergen, 1951).

Обучение. При анализе систем коммуникации главное внимание уделялось формам поведения, обычно проявляемым животными при их типичных взаимодействиях в естественном местообитании. Другой подход состоит в попытке обучить животное применять какую-либо новую систему передачи информации, обычно им не используемую При этом вряд ли удастся получить какие-либо данные о поведении животного в природных условиях, но можно многое узнать о его потенциальных способностях.

Наиболее известные примеры исследования коммуникации методом обучения — это попытки обучить шимпанзе разного рода искусственным «языкам». Первые такие попытки (Hayes, Hayes; Kellogg, Kellogg) состояли в том, что пробовали научить шимпанзе реагировать на звуки, характерные для человеческой речи, и издавать такие звуки. Хотя шимпанзе способны реагировать на разнообразные звуки, входящие в нашу речь, попытки обучить их этой речи оказались безуспешными (Kellogg, 1968).

Позднее исследователи поняли, что, поскольку шимпанзе объясняются между собой главным образом жестами, для изучения их языка следует прибегнуть к каким-то другим системам передачи информации Гарднеру и Гарднер (Gardner, Gardner, 1969) удалось обучить шимпанзе Вашо сложной системе жестов, из которых состоит «американский язык знаков», используемый глухими в Северной Америке Примак (Premack, 1971) обучил шимпанзе Сару словарю из 130 слов, которыми она стала пользоваться, составляя на магнитной доске довольно сложные фразы из пластмассовых символов Рамбо и Джилл (Rumbaugh, Gill, 1976) с помощью компьютера создали грамматическую систему «Yerkish» для общения со своей шимпанзе Ланой Эти работы показали, что шимпанзе можно научить пользоваться сложными коммуникационными системами, которые прежде считались недоступными ни для каких живых существ, кроме человека.

Наборы сообщений. Создается впечатление, что большинство животных пользуется сходными по объему наборами сигналов,

число которых обычно составляет от 15 до 45. Это, возможно, объясняется тем, что число различных сообщений, которые нужно передавать от одного организма другому, невелико. Смит (Smith, 1969) выделил 12 категорий, которые охватывают практически все виды сообщений, используемых животными:

1. *Идентификация.* Сообщения, позволяющие идентифицировать категорию или класс, к которому принадлежит отправитель.

2. *Вероятность.* Сообщение об относительной вероятности того, что отправитель предпримет данное действие.

3. *Общий набор.* Ряд сообщений, используемых в столь разнообразных ситуациях, что им трудно приписать какую-либо одну функцию.

4. *Локомоция.* Сообщения, передаваемые только во время передвижения или перед его началом.

5. *Агрессия.* Сообщения, указывающие на вероятность нападения.

6. *Бегство.* Сообщения, указывающие на вероятность бегства.

7. *«Неагонистический комплекс».* Набор сообщений, указывающих на то, что агонистические действия (см. ниже) маловероятны.

8. *Ассоциация.* Сообщения, передаваемые в тех случаях, когда одно животное приближается к другому или остается возле него.

9. *Комплекс, ограниченный связями.* Сообщения, передаваемые только между особями, которые объединены прочными связями (брачные партнеры, родители и потомки).

10. *Игра.* Сообщения, передаваемые только во время игры

11. *Копуляция.* Сообщения, используемые до и во время копуляции.

12. *Фрустрация* Демонстрации, возникающие только в тех случаях, когда данная вероятная форма поведения почему-либо пресекается.

Агонистическое поведение

«Агонистическое поведение» — широкий термин, используемый для обозначения многочисленных и разнообразных форм поведения, которые связаны с конфликтами между животными (драки, оборонительное поведение, бегство и «замирание»). Конфликтные ситуации возникают неоднократно в жизни каждого животного и связаны с множеством специализированных форм поведения, в том числе с дракой, бегством и т. п, а также с сигналами, сообщающими о вероятности соответствующих реакций (например, угроза).

Агрессия. Использование понятия «агрессия» при изучении поведения животных вызывало большие разногласия. Главная трудность состоит в очевидной невозможности дать агрессии адекватное определение, которое было бы приемлемым в отношении жи-

вотных. Все мы «знаем», что́ именно мы имеем в виду, когда говорим об агрессии. Однако в работах по поведению животных мы стремимся определять все понятия на основе явлений, поддающихся объективному наблюдению и измерению. Басс (Buss, 1961, p. 3) предложил определять агрессию как «реакцию, в результате которой другой организм получает болевые стимулы». Уилсон (Wilson, 1975, p. 577) определяет агрессию как «физическое действие или угрозу такого действия со стороны одной особи, которые уменьшают свободу или генетическую приспособленность другой особи». В соответствии с этими определениями к проявлениям агрессии нужно было бы причислить: 1) действия волка, убивающего овцу и съедающего ее; 2) действия фермера, режущего курицу для своего воскресного обеда; 3) действия солдат, расстреливающих преступника; 4) действия мальчика, который пытается помочь старушке, но делает это так неловко, что она падает (см. Johnson, 1972). Пользуясь определением Басса, действия убийцы, стрелявшего в президента, но не попавшего в него, теннисиста, разбивающего свою ракетку после неудачного удара, или намерения мальчика, мечтающего избить задиру соседа, придется рассматривать как неагрессивные. Конечно, суть вопроса заключается в мотиве или намерении, но у животных измерять мотивацию или намерения трудно. Таким образом, мы стоим перед дилеммой: неадекватность определений, данных в поведенческих терминах, с одной стороны, или невозможность дать определения, которые были бы основаны на предполагаемой мотивации, — с другой

Решение проблемы состоит в том, чтобы просто считать понятие «агрессии» удобным, хотя и расплывчатым термином, который помогает обсуждать это явление и систематизировать данные, не забывая, что мы не в состоянии дать ему адекватного определения и, возможно, сваливаем в одну кучу ряд разнородных явлений. Как же нам изучать агрессивное поведение? Вместо того чтобы пытаться по-новому определить понятие, порожденное здравым смыслом и взятое из повседневного языка, мы можем попробовать создать новые понятия на основе объективных данных (см Lewis, 1929). Мы могли бы начать с изучения широкого круга форм поведения под общим названием «агрессивных», а затем постепенно уточнять наши определения При этом может оказаться, что всю массу исследуемых типов поведения нужно на самом деле дифференцировать и подразделять на 5, 10 или 100 различных категорий.

Первые шаги к созданию эмпирического каталога типов агрессивного поведения предпринял Мойер (Moyer, 1968, 1976) Он предложил в качестве первого приближения различать восемь классов такого поведения Каждому классу можно дать определение, исходя из тех специфических условий, в которых проявляются данные реакции. Предложенный перечень, безусловно, еще будет видоизменен, однако достоинство его состоит в том, что он

привлекает внимание к разнообразным формам агрессивного поведения, которые иногда ошибочно объединяют. В список Мойера включены следующие виды агрессии:

1) *агрессия хищника*, вызываемая присутствием жертвы;

2) *межсамцовая агрессия*, наиболее резко проявляющаяся при встрече двух самцов, незнакомых друг другу;

3) *агрессия, порождаемая страхом,* которая характерна для животных, находящихся в неволе или загнанных в тупик; обычно ей предшествуют попытки к бегству;

4) *агрессия при раздражении.* Она отличается от других форм агрессии тем, что ее вызывают многочисленные разнородные стимулы, многие из которых, по всей видимости, неприятны животному;

5) *защита территории,* происходящая только в пределах той области, в которой данное животное обосновалось и которую оно охраняет от постороннего вторжения;

6) *материнская агрессия* со стороны самки в ответ на близость какого-либо фактора, угрожающего ее детенышам;

7) *инструментальная агрессия* — реакция, усвоенная в результате подкрепления каким-либо внешним фактором;

8) *агрессия, связанная с полом.* Она провоцируется теми же стимулами, которые вызывают половое поведение.

Эту первую попытку классификации агрессивного поведения нетрудно подвергнуть критике. Куда отнести агрессию самки против самки? Или отцовскую агрессию? Многие авторы, вероятно, выделили бы хищническое поведение в совершенно особую категорию, не относящуюся к агрессии. Классификацию Мойера следует рассматривать как временную систему, на основе которой можно будет разработать приемлемую «таксономию» агрессивного поведения. Подобный дифференцированный подход к агрессии противостоит взгляду на агрессию как на некое «единое побуждение».

Социальное облегчение

«Социальным облегчением» называют феномен, который состоит в том, что одно лишь присутствие или поведение другой особи повышает вероятность, степень проявления или частоту какой-то формы поведения Зайонц (Zajonc, 1965) подразделяет явления социального облегчения на две категории. 1) *эффект аудитории,* когда «облегчающие» особи являются пассивными наблюдателями, и 2) *эффект совместного действия*, когда обе особи участвуют в одном и том же поведении. Зайонц (Zajonc, 1965, 1969) сделал обзор исследований по социальному облегчению у животных. Как у крыс, так и у домашних кур проявление пищевой реакции облегчается при виде другой особи, поедающей корм (Harlow, 1932; Tolman, Wilson, 1965). Ларссон (Larsson, 1956) обнаружил об-

легчение копулятивного поведения у крыс в присутствии другой копулирующей пары. Сходные результаты были получены в отношении локомоторного исследовательского поведения крыс и скорости выработки у цыплят реакции клевания в ответ на определенный стимул (Hughes, 1969; Frank, Meyer, 1974).

Иногда присутствие другой особи не облегчает проявление данной реакции, а затрудняет его. Например, тараканам в присутствии другой особи требовалось больше времени на освоение сложного лабиринта, чем тогда, когда они обучались в одиночестве (Gates, Allee, 1933; Zajonc, Heingartner, Herman, 1969). Зайонц (Zajonc, 1965) истолковал эти результаты в рамках классической теории научения Спенса (Spence, 1956): он считает, что присутствие другого организма повышает уровень «активации» животного. Предполагается, что повышение уровня активации облегчает доминантные реакции, которые возникают часто, и тормозит второстепенные реакции, вероятность проявления которых ниже. Независимо от того, насколько верно это объяснение, облегчение поведенческих реакций под влиянием одного лишь присутствия другого организма интересно само по себе.

Подражание

Подражание состоит в том, что животное научается какой-то реакции, изначальная вероятность которой низка, в результате наблюдения за этой реакцией у другого животного. Присутствие второго животного оказывает здесь на поведение первого не только облегчающее, но и направляющее влияние. Например, Дарби и Риопель (Darby, Riopelle, 1959) показали, что макаки-резусы способны обучаться, наблюдая за реакциями других обезьян в пробах с выработкой различения предъявляемых стимулов. При правильном выборе одного из двух стимулов обе обезьяны получали награду. Результаты у наблюдавшей обезьяны были лучше, если животное, которому она подражала, допускало ошибку, чем если оно делало правильный выбор. Холл и Госуэлл (Hall, Goswell, 1964) нашли, что молодые мартышки-гусары избегали открывать определенный ящик после того, как их матери, открыв его, проявили реакцию испуга. Подражание играет важнейшую роль в развитии поведения, особенно у таких млекопитающих, как приматы и хищные (см , например, Baldwin, 1969).

Кооперация

Кооперация состоит в объединении и взаимодействии двух или более животных для выполнения какой-либо задачи. Классическое исследование в этой области принадлежит Кроуфорду (Crawford, 1941). Шимпанзе сначала обучали поодиночке некоторой задаче, при выполнении которой они получали пищу. Они должны были

нажимать четыре педали в определенном порядке: желтую, красную, зеленую, синюю. Если порядок нарушался, животное награды не получало. Затем двух обезьян помещали в две клетки так, что каждая из них имела доступ только к двум из четырех педалей. В этой ситуации для того, чтобы получить пищу, животные должны были действовать совместно. Это проявлялось в следующем: 1) обезьяны наблюдали за действиями своего партнера и соответственно координировали собственное поведение; 2) они добивались от партнера необходимых действий, жестами показывая ему, что нужно нажать на ту или иную педаль; при этом одна из шимпанзе тянула, толкала или поворачивала своего партнера к педали.

Конкуренция

В большинстве случаев конкуренция между двумя организмами возникает из-за какого-то ресурса, количество которого ограничено. Если одно животное получает доступ к этому ресурсу, то второе оттесняется. Таким образом, конкурентная ситуация отличается от кооперативной тем, что здесь успех одного животного понижает, а не повышает вероятность получения награды другим животным. Бейрофф (Bayroff, 1940) изучал конкуренцию на лабораторных крысах. Он заставлял пару крыс плыть под водой против течения к выходу. Животное, добиравшееся до выхода первым, он выпускал, второе же оставлял на короткое время под водой. Пары составлялись из крыс, плававших с одинаковой скоростью Как правило, крысы в условиях конкуренции плыли быстрее, чем поодиночке Но в этих и других работах по изучению конкуренции была одна трудность: требовалось показать, что успешность выполнения задания повышалась именно из-за конкуренции, а не в результате одного лишь присутствия другой особи (социальное облегчение) В экспериментах, в которых собаки должны были бегать, чтобы получать награду (Scott, McGray, 1967), они бегали быстрее, когда их выпускали парами, а не поодиночке Но когда в эксперимент помимо парности (т. е социального облегчения) вводили конкуренцию, скорость бега уменьшалась.

Стремление животных находиться вместе (аффилиация)

Животные многих видов проявляют тенденцию приближаться к особям того же вида и держаться около них Возможность находиться вместе с особью своего вида может даже служить единственным подкреплением, когда животное обучают выполнению какой-либо произвольной задачи Подобную реакцию аффилиации было легче вызвать у диких обезьян, чем у обезьян, выращенных

в ограниченной лабораторной среде. Было проведено много исследований для выяснения факторов, определяющих сходные аффилиативные реакции у лабораторных крыс (см., например, Sloan, Latane, 1974; Latane et al., 1972).

КРАТКИЕ ВЫВОДЫ

Многие виды животных образуют организованные сообщества, для которых характерны сложные системы коммуникации, функциональная специализация, тенденция особей держаться вместе, постоянство состава и недопущение посторонних особей своего вида. Общественный образ жизни можно изучать либо пытаясь понять структуру сообщества в целом, либо исследуя отдельные взаимодействия, из которых слагается жизнь сообщества.

Многие сообщества организованы по принципу иерархии с доминированием или по принципу территориальности. Как та, так и другая организация обеспечивает право первоочередного доступа к ресурсам для определенных особей. При территориальной структуре право первенства действует лишь в пределах некоторой ограниченной местности. Существует много различных форм территориальности.

О коммуникации (передаче информации) можно говорить в тех случаях, когда одно животное совершает некоторое действие, вызывающее изменение в поведении другой особи. Для изучения систем передачи информации используются корреляционные и экспериментальные методы и метод обучения.

Агрессию, по-видимому, нельзя считать единой формой поведения, отражающей какое-то одно побуждение; скорее термин «агрессия» представляет собой удобный, хотя и не имеющий четкого определения, всеобъемлющий ярлык для весьма разнообразных действий.

Социальное облегчение, подражание, кооперация, конкуренция и аффилиация — различные формы общественного поведения, изучавшиеся в лаборатории.

Часть третья

РАЗВИТИЕ ПОВЕДЕНИЯ

Третья, четвертая, пятая и шестая части посвящены четырем группам вопросов, касающихся поведения, — вопросам о его развитии, его механизмах, эволюции и функции. Первым нужно будет рассмотреть онтогенез поведения — развитие его в течение жизни одной особи. Это развитие, так же как и сам организм, — результат непрерывного динамического взаимодействия между генами и факторами внешней среды. Третья часть книги разделена на три главы; в первой из них речь будет идти о роли генов в развитии поведения, во второй — о влиянии внешних факторов на это развитие, а в третьей — о взаимодействии генетических и средовых факторов, т. е. проблеме «наследственность и среда».

Глава 7

ГЕНЕТИКА ПОВЕДЕНИЯ

Ученые давно интересовались и теориями, и фактическими данными относительно роли наследственных факторов в поведении. Подобный интерес можно проследить со времен древних греков, затем у Леонардо, а далее у Монтеня, Дарвина, Гальтона, Иеркса и Трайона (McClearn, DeFries, 1973). Однако как отдельная дисциплина генетика поведения совсем еще молода. Заслуга выделения ее как четко определенной области исследования принадлежит Джону Фуллеру и У Р. Томсону, которые в 1960 г. опубликовали свою монографию «Генетика поведения» («Behavior genetics»). В последние 20 лет изучение влияния генетических факторов на поведение быстро продвигалось вперед. Поскольку разные исследователи интересуются разными проблемами, работы в этой области удобно разбить на шесть групп, соответствующих следующим вопросам (по Thiessen, 1972, видоизменено):

1. Влияют ли различия в генотипе на исследуемое поведение?
2. Если влияют, то сколько генов к этому причастно?

3. Какая доля наблюдаемой изменчивости поведения определяется генетическими и какая — средовыми факторами?
4. Какие онтогенетические и физиологические процессы опосредуют влияние генов на поведение?
5. Что может дать генетический анализ для выяснения возможной адаптивной роли данной формы поведения?
6. Как взаимодействуют гены и внешняя среда в детерминации данного поведения?

В настоящей главе будут рассмотрены эти шесть фундаментальных вопросов, методы, которые используются при их изучении, и некоторые уже найденные ответы. При обсуждении данных по генетике поведения нам придется использовать ряд основных генетических понятий. Часть из них уже была разъяснена в главе 3 (стр. 49—50); возможно, читателю полезно будет еще раз вернуться к этому месту, прежде чем идти дальше.

ВЛИЯЕТ ЛИ НА ПОВЕДЕНИЕ ГЕНОТИП?

По мнению сторонника одних лишь средовых влияний, гены фактически не играют никакой роли в контроле поведения. Сегодня такую позицию почти все считают неверной. Существует множество убедительных данных о влиянии генотипа на поведение, хотя все они в известной степени непрямые. Фактически все исследования, о которых будет идти речь в этой главе, приводят к одному и тому же выводу: изменения в генотипе глубоко влияют на внешне наблюдаемое поведение. Эти данные могут убедить даже самого непримиримого скептика. Вся эта глава посвящена вопросу о генетических влияниях на поведение; мы начнем с того, что рассмотрим три пути подхода к его решению: изучение межлинейных различий, опыты с отбором и межвидовую гибридизацию.

Межлинейные различия

Основной принцип использования межлинейных различий для решения интересующего нас вопроса очень прост. На развитие поведения влияют два главных фактора — гены и среда. Стратегия исследования состоит в том, чтобы найти организмы, различающиеся по генотипу, и, поддерживая постоянство внешних условий, определить, влияют ли на поведение генетические факторы.

Главная трудность генетического исследования связана с тем, что гены нельзя наблюдать непосредственно. Для того чтобы делать выводы относительно генотипа, приходится применять косвенные методы. Как же в таком случае мы можем найти организмы с различным генотипом? Многие исследователи используют для этого *инбредные линии*. В инбредной линии все особи фактически изогенны, т. е. генетически идентичны, и гомозиготны по всем ло-

кусам. Инбредные линии домовой мыши (*Mus musculus*) — наиболее популярного объекта в исследованиях по генетике поведения млекопитающих — выводят путем скрещивания братьев с сестрами на протяжении по меньшей мере 20 поколений. Из генетически гетерогенной популяции берут брата и сестру и получают от них потомство. Брата и сестру из этого потомства снова скрещивают между собой для получения следующего поколения, и т. д.

С каждым поколением данная линия безвозвратно теряет некоторые аллели, и примерно к 20-му поколению она приближается к полностью изогенному состоянию. Отметим, что в этом случае животных для скрещивания подбирают на основе их генетического родства — в отличие от селекции на определенные признаки (анатомические, физиологические или поведенческие), о которой речь пойдет позже. В значительной мере благодаря большой программе, осуществленной в Джексоновской лаборатории (штат Мэн, США), в настоящее время исследователи располагают большим числом инбредных линий животных. Каждая из них получила свое обозначение в соответствии с международной системой (например, C57BL/6J).

Если животные разных инбредных линий, выращенные в идентичных условиях среды, обнаруживают существенные различия, то весьма вероятно, что эти различия имеют генетическую основу. Подобные результаты были получены для целого ряда особенностей поведения, включая активность в «открытом поле» (Thompson, 1953), агрессивное поведение (Southwick, Clark, 1968), половое поведение (McGill, 1962), постройку гнезда (Lynch, Hegmann, 1972) и научение (Wahlsten, 1972). Фактически даже труднее найти линии, которые не отличались бы друг от друга, чем линии, между которыми есть различия.

Спрот и Стаатс (Sprott, Staats, 1975) составили полную библиографию (1222 названия) работ по поведению с использованием генетически охарактеризованных мышей.

Перекрестное воспитание. Хотя межлинейные различия указывают на генетический эффект, не исключено, что эти различия обусловлены какими-то тонкими средовыми факторами. Один из способов контроля таких факторов — эксперимент с *перекрестным воспитанием*. Пометы новорожденных мышат, принадлежащие к линиям с разным поведением во взрослом состоянии, меняются местами, так что матери одной линии воспитывают детенышей другой, и наоборот. Контрольные животные воспитываются либо собственными матерями, либо другими самками той же линии. Один эксперимент такого рода был проведен Саутвиком (Southwick, 1968). Линии A/J и CFW сильно различались по агрессивному поведению. Полученные результаты представлены на рис. 7.1. Воспитание мышей A/J матерями из линии CFW существенно повышало показатель их агрессивности. Однако это изменение невелико по сравнению с уровнем межлинейных различий. Воспита-

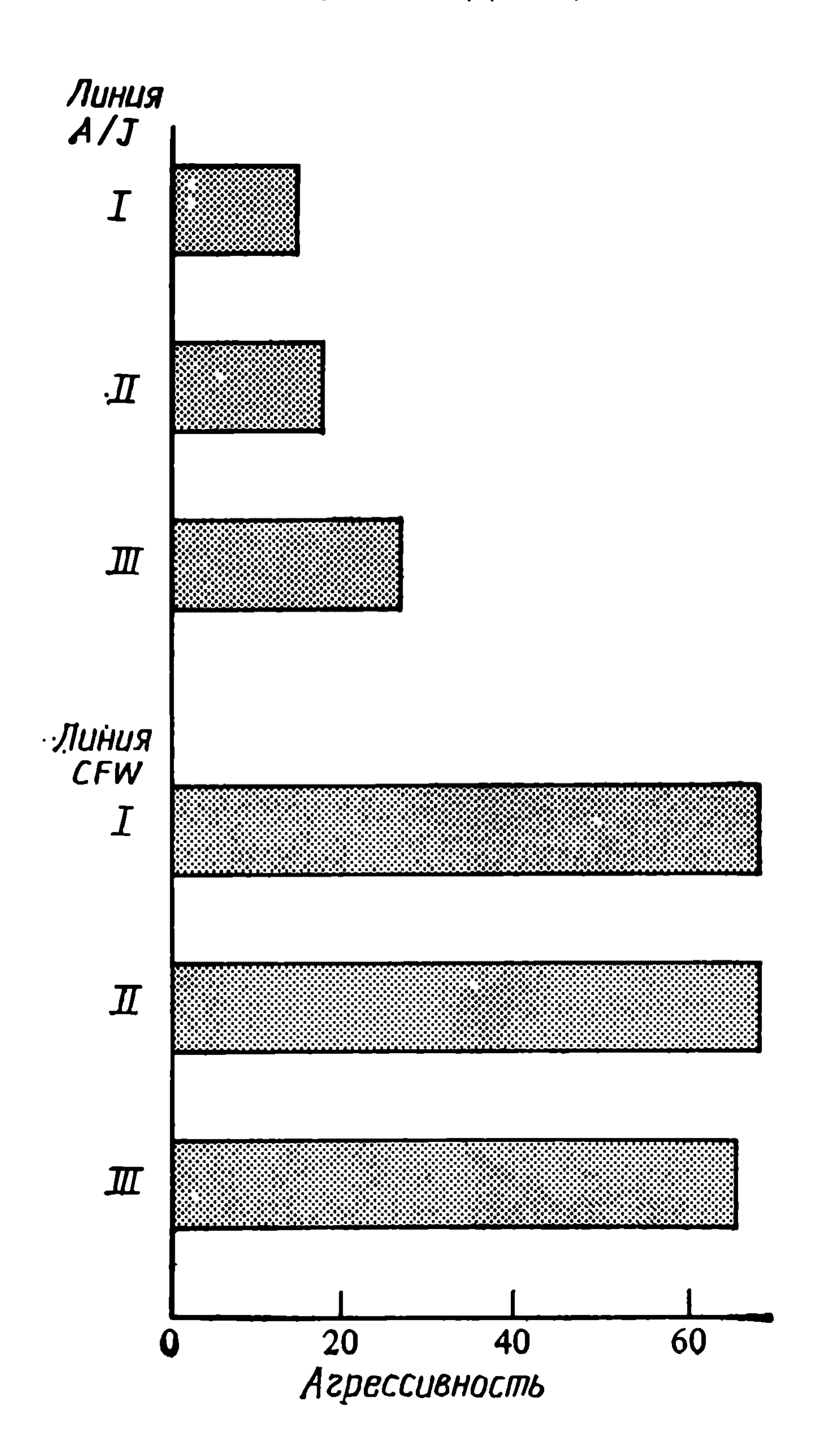


Рис. 7.1. Результаты эксперимента с перекрестным воспитанием, проведенного на мышах двух инбредных линий, A/J и CFW. (По данным Southwick, 1968.)

Представлены средние величины индекса агрессивности (сумма числа преследований, нападений и драк) для мышей каждой из линий, выращенных собственными матерями *(I)*, другими самками своей линии *(II)* и самками из чужой линии *(III)*.

ние мышей CFW матерями A/J не влияло на агрессивность потомства. Таким образом, различия между этими линиями в агрессивном поведении, по-видимому, обусловлены в основном наследственностью.

Трансплантация яичников. Эксперимент с перекрестным воспитанием устраняет не поддающиеся контролю постнатальные влияния со стороны матери, однако пренатальные средовые условия при этом не изменяются. Метод трансплантации яичников позволяет отделить генетические эффекты от пренатальных материнских влияний. У животных инбредных линий происходит отторжение тканей, пересаженных им от животных других линий. Если, однако, скрестить две инбредные линии и получить гибридов первого поколения (F_1), то у этих гибридов трансплантаты яичников от обеих родительских линий не отторгаются. Скрещивая самок F_1, имеющих пересаженные «инбредные» яичники, с самцами той же инбредной линии, можно затем сравнить поведение мышей двух разных линий, развивавшихся либо у инбредных матерей, либо у матерей F_1. Используя этот метод, Де-Фриз и др. (DeFries et al., 1967) нашли, что в детерминации различий поведения в от-

крытом поле главную роль играют генетические факторы, в то время как вес тела больше зависит от материнского влияния.

Эксперименты с отбором

Работы по искусственному отбору отличаются от попыток создать инбредные линии тем, что животных для скрещивания отбирают не на основе генотипа, а по фенотипу. *Фенотипический* признак — это любой доступный для измерения морфологический, физиологический или поведенческий признак организма. Вес тела, интенсивность обмена, активность в открытом поле — все это фенотипические признаки. *Генотипом* называют весь генетический материал организма или его часть. Для того чтобы начать эксперимент с искусственным отбором, нужно определить у группы самцов и самок из генетически гетерогенной популяции какой-либо признак. Самцов с высокими величинами данного признака скрещивают с такими же самками, а самцов с низкими величинами — с самками, у которых этот признак тоже слабо выражен. Потомство от скрещиваний тестируют на степень проявления того же признака, и для следующего скрещивания пары снова подбирают по такому же принципу Таким образом в последовательных поколениях получаются две линии — одна в результате отбора на высокие показатели данного признака, а другая — на низкие. Для контроля изменений в условиях среды ведут еще третью линию — путем случайного скрещивания. Если в определении изучаемого признака имеется генетический компонент, показатели «высокой» и «низкой» линии в последовательных поколениях расходятся. Показатели линии со случайным скрещиванием не должны обнаруживать систематических отклонений.

Де-Фриз, Хегман и Халком (DeFries, Hegmann, Halcomb, 1974) использовали метод отбора для анализа поведения мышей в открытом поле. Взяв в качестве исходного материала относительно гетерогенную группу, они в течение 20 поколений вывели две линии с высоким значением признака, две линии — с низким и две контрольные линии. Результаты представлены на рис. 7.2. Можно видеть, что за эти 20 поколений показатели признака для различных линий разошлись — они увеличились у животных с высоким значением признака и снизились в линии с низким значением, а у контрольных линий изменились очень мало. Эти данные иллюстрируют важную роль генов в контроле активности животных в открытом поле. Сходные результаты были получены в селекционных экспериментах с широким спектром видов и фенотипических признаков, включая фототаксис (тенденцию приближаться к источнику света) у плодовой мушки (Hirsch, Boudreau, 1958), научение крыс в лабиринте (Tryon, 1940), реакции, связанные с импринтингом, у цыплят (Graves, Siegel, 1969) и агрессивность у мышей (Lagerspetz, 1969).

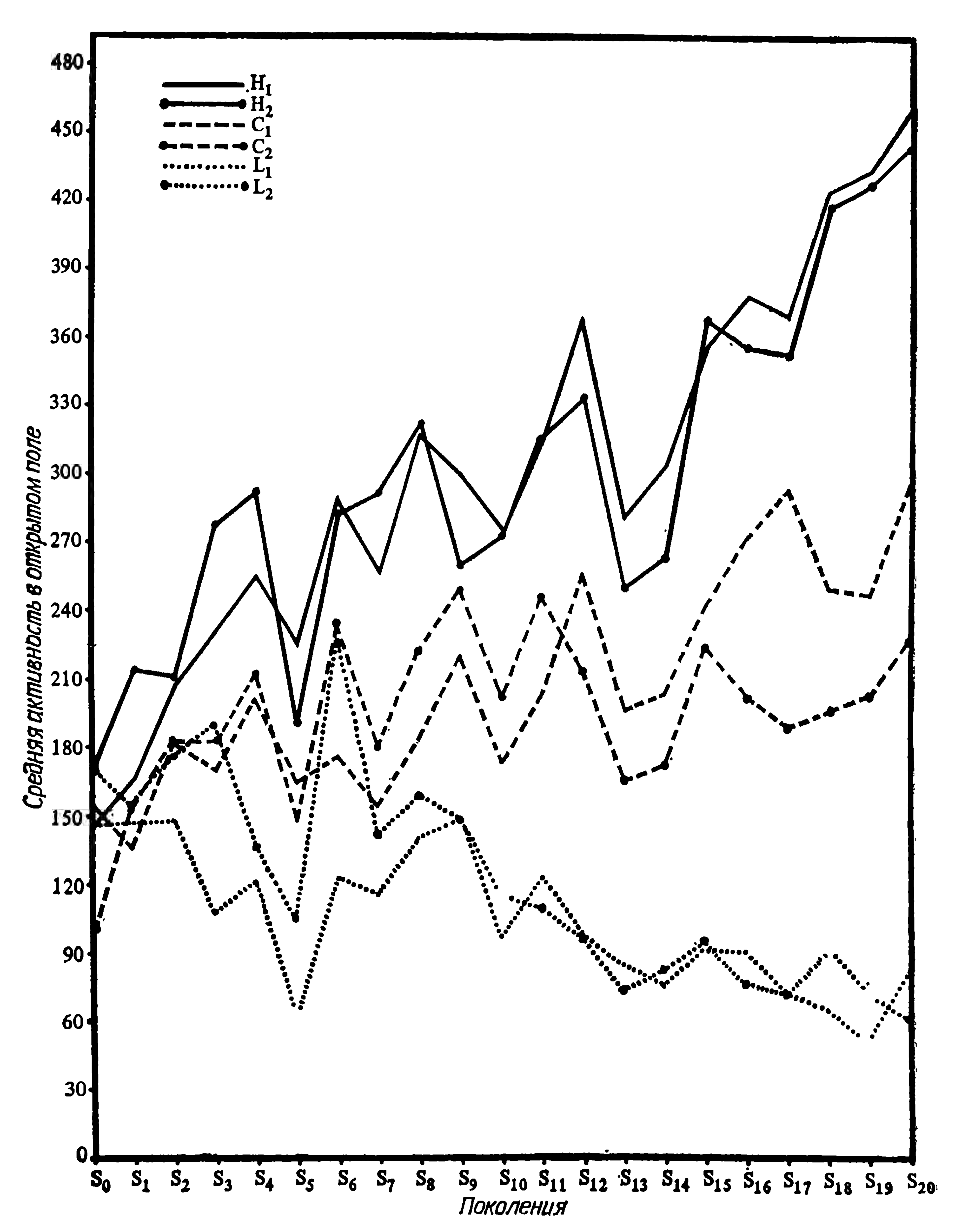


Рис. 7.2. Средние показатели активности в открытом поле для мышей шести линий в эксперименте с искусственным отбором. (DeFries, Hegmann, Halcomb, 1974.)

В двух линиях проводили отбор на высокую активность (H_1 и H_2), в двух — на низкую активность (L_1 и L_2), а две были результатом свободного скрещивания внутри линии (C_1 и C_2).

Межвидовые гибриды

В большей части исследований по генетике поведения используют особей одного вида, имеющих разные генотипы. Однако в лабораторных условиях можно скрещивать особей разных, но близких друг к другу видов. В поведении потомков от такого скрещивания часто обнаруживаются явные признаки генетических влияний. Превосходный пример такого подхода — работа Дилгера (Dilger, 1962), который изучал поведение, связанное с постройкой гнезда, у разных видов неразлучников. Особи одного вида, *Agapornis personata*, отрывают кусочки материала для гнезда и переносят их к гнезду в клюве. Представители другого вида, *A. roseicollis*, не держат их в клюве, а засовывают под боковые перья. Исследованные Дилгером гибриды F_1 обнаружили смешанный тип поведения, при котором птицы пытались засунуть материал для гнезда в перья, затем вынимали его, брали их в клюв, а потом все начиналось сначала. Таким образом, их поведение представляло собой малоэффективную смесь из двух типов целесообразного поведения родительских форм.

Сходные промежуточные формы обнаруживались в демонстрационном поведении вьюрков (Hinde, 1956) и в характере звуковых сигналов сверчков (Bentley, Hoy, 1974).

СКОЛЬКО ГЕНОВ УЧАСТВУЕТ В КОНТРОЛЕ?

Если установлено, что в контроле данной формы поведения важная роль принадлежит генотипу, можно задаться вопросом, сколько здесь участвует генов. Прежде всего можно выяснить: один или большее число?

Менделевское скрещивание

Чтобы выяснить, один или несколько генов определяют интересующий нас поведенческий признак, используют те же методы, которые применял в своей работе монах-августинец Мендель — основоположник научной генетики. Мендель работал с горохом и заметил, что некоторые его линии не дают расщепления по определенным признакам Например, все потомство от гороха с гладкими семенами имело гладкие семена, тогда как все потомство растений с морщинистыми семенами имело морщинистые семена. Мендель начал свои опыты со скрещиваний между такими линиями, не дававшими расщепления. При этом обычно *все* потомство оказывалось сходным с одной из родительских форм. При скрещивании гладкосеменной формы с растениями, дающими морщинистые семена, все потомки имели гладкие семена. Когда фенотип потомства от такого скрещивания сходен с одним из родительских фенотипов, этот наследуемый фенотип называют *доми-*

нантным признаком, а тот, который утрачивается, — *рецессивным.*

Далее Мендель скрещивал между собой растения F_1, чтобы получить второе поколение потомства — F_2. Результат был всегда один и тот же: в потомстве встречались оба родительских типа — и с гладкими, и с морщинистыми семенами. Растений с доминантным признаком — гладкими семенами — было в 3 раза больше, чем с рецессивным — морщинистыми семенами. При скрещивании между собой растения F_2, имевшие рецессивный фенотип, уже не давали расщепления, тогда как в потомстве форм с доминантным фенотипом его сохраняла только одна треть растений.

Эти результаты можно объяснить действием генов — неделимых дискретных единиц наследственности, постулированных Менделем. Следует вспомнить, что гены представлены парами альтернативных форм — аллелей. Разные аллели обозначают разными символами, доминантные — заглавными буквами, а рецессивные — строчными. Генотип исходных растений с гладкими семенами мы могли бы записать как *ГГ*, поскольку этот признак доминантен и в потомстве не происходит расщепления. Генотип растений с морщинистыми семенами будет *гг*. Во втором поколении одна четверть растений будет *ГГ*, половина — *Гг* и еще одна четверть — *гг*. Из такой модели вытекают предсказания, полностью соответствующие данным Менделя.

Менделевские скрещивания при исследовании аудиогенных судорог

Менделевские методы можно использовать при исследовании поведения, как это сделали Коллинз и Фуллер (Collins, Fuller, 1968). У мышей некоторых линий под действием сильного звука, например звука дверного звонка, помещенного в металлический таз, возникают судороги. Поскольку эти судороги вызывает слуховой раздражитель, их называют «аудиогенными». Коллинс и Фуллер выяснили, у какой доли мышей двух линий — C57BL/6J и DBA/2J — возникают судороги и какая доля мышей нечувствительна к звуку. Данные об этом приведены в табл. 7.1. Все мыши C57 оказались устойчивыми к действию звука, а почти все мыши DBA — чувствительными (т. е. почти у всех сильный звук вызывал судороги). В поколении F_1 почти все животные были устойчивыми.

Имея эти данные, мы можем использовать описанную выше модель, чтобы выяснить, могут ли межлинейные различия в подверженности судорогам определяться одним геном. Сделаем ряд предположений о том, чего мы могли бы ожидать, если бы это различие действительно зависело только от одного гена. Обозначим доминантный аллель (устойчивость к судорогам) как *A*, а рецессивный (подверженность судорогам) — как *a*. Поскольку родительские линии не дают расщепления, линия C57 должна иметь генотип *AA*, а линия DBA — генотип *aa* (рис. 7.3). Все мыши F_1

Таблица 7.1

Ожидаемая и фактическая доля мышей, устойчивых к сильному звуку, в потомстве от менделевского скрещивания (Collins, Fuller, 1968)

Поколение	Число животных	Фактическая доля устойчивых мышей, %	Теоретически ожидаемая доля устойчивых мышей, %
P_1 (C57BL)	45	100	—
P_2 (DBA)	58	2	—
F_1 (C57×DBA)	89	99	—
F_2 (F_1×F_1)	105	75	75
B_1 (C57×F_1)	115	96	100
B_2 (DBA×F_1)	119	49	50

должны иметь генотип *Aa*, и следует ожидать, что все они будут устойчивыми. Модель согласуется с фактическими данными, и теперь мы можем сделать предсказания относительно результатов других скрещиваний. В поколении F_2 должна быть одна четверть мышей *AA*, половина — *Aa* и четверть — *aa*. Три четверти мышей должны быть устойчивыми. Именно так и оказалось в действительности.

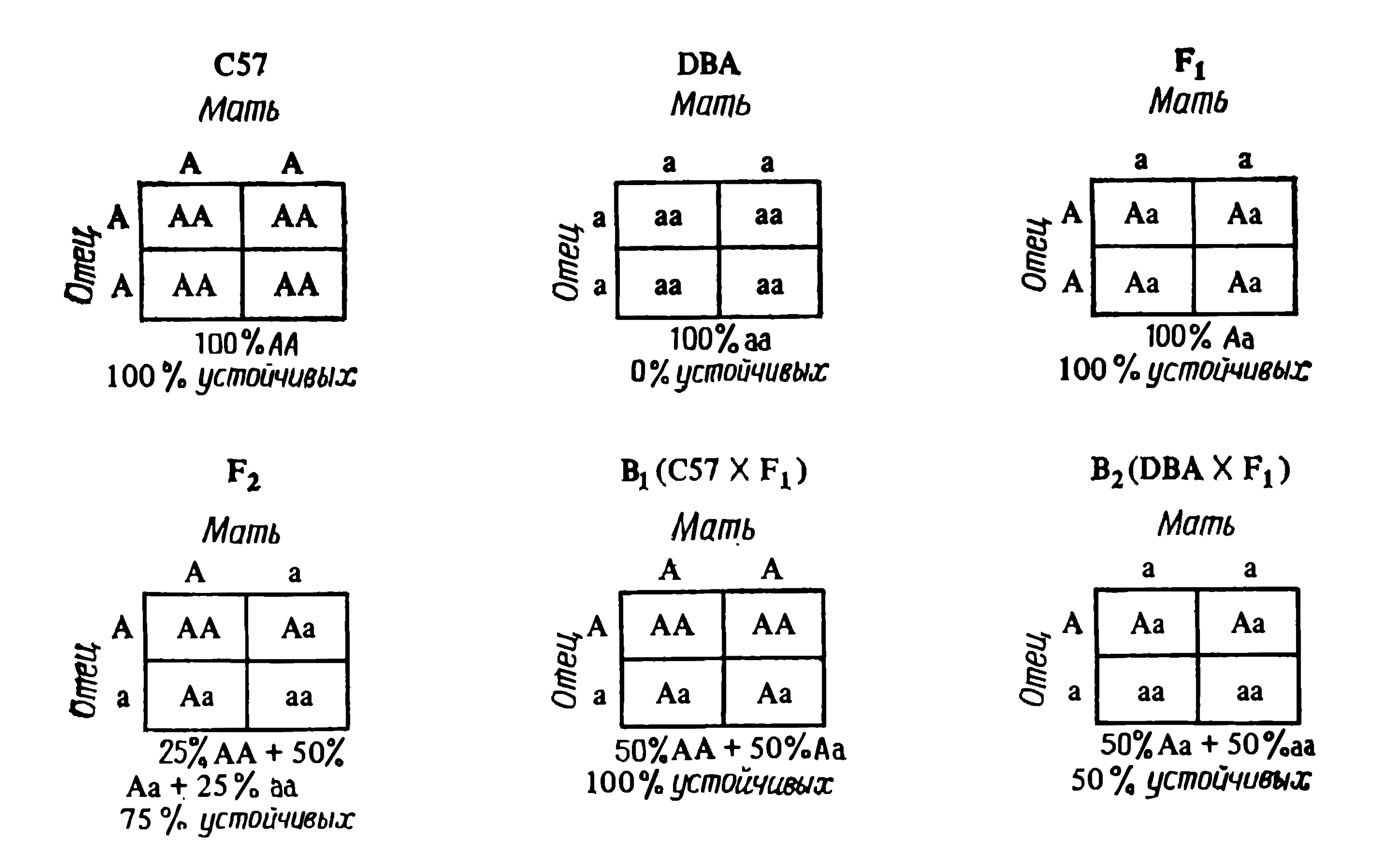


Рис. 7.3. Эти схемы иллюстрируют предсказания относительно устойчивости к судорогам, вытекающие из моногенной модели наследования. Для каждой из шести комбинаций родительских генотипов указаны ожидаемые доли всех возможных генотипов в потомстве.

Соответствие наблюдаемых и ожидаемых частот фенотипов позволяло предположить, что различия контролируются одним геном, но еще не доказывало этого. Для большей убедительности Коллинс и Фуллер осуществили еще пять типов скрещивания; все полученные результаты согласовались с гипотезой об одном гене. При *возвратном* скрещивании животных F_1 скрещивали с животными из родительских линий, получая так называемых беккроссов. Как видно из рис. 7.3, мы можем предположить, что среди беккроссов на доминантную линию C57 половина мышей будет иметь генотип *AA*, а другая половина — *Aa*, и все они должны быть устойчивыми. У беккроссов на рецессивную линию DBA половина мышей должна иметь генотип *Aa*, а половина — *aa*, так что устойчивыми должны быть 50% мышей. Полученные в эксперименте соотношения (табл. 7.1) совпадают с предсказанием вполне точно — среди беккроссов на доминантного родителя устойчивыми были 96% мышей, а среди беккроссов на рецессивного родителя — 49%. Мы можем заключить, что различия между этими линиями по их предрасположенности к аудиогенным судорогам (в условиях эксперимента Коллинс и Фуллера) контролируются одним геном. Следует отметить, что при тестировании животных в разном возрасте и других изменениях условий опыта можно выявить влияние дополнительных генов.

Другие способы проверки гипотезы о моногенном наследовании

Было показано, что и ряд других поведенческих признаков определяется одним геном. Уитни (Whitney, 1969) изучал простой фенотипический признак — склонность инбредных мышей издавать писк, когда их поднимали и позволяли взбираться на небольшую платформу. Среди мышей C57 пищали лишь отдельные особи, тогда как среди мышей IK это делали многие. Результаты менделевского скрещивания согласовались с гипотезой о моногенном наследовании. Моногенную гипотезу можно проверять не только на инбредных линиях, но и на гетерогенной популяции. По сравнению с простым менделевским скрещиванием модель при этом несколько усложняется. Результаты исследования числа животных, издававших писк, в гетерогенной популяции совпали с результатами опытов на инбредных мышах: было показано, что признак зависит от одного гена (Whitney, 1973).

У человека ряд фенотипических признаков тоже определяется одним геном. Многие аномалии, приводящие к задержке умственного развития (например, фенилкетонурия, гаргойлизм, болезнь Вильсона), котролируются одним рецессивным геном. Еще один признак у человека, определяемый одним геном, — это способность ощущать вкус фенилтиокарбамида. Некоторым людям это вещество кажется горьким, тогда как для других оно практически без-

вкусно, если только не воздействует в очень большой концентрации. Если вы сможете достать кусочек фильтровальной бумаги, пропитанной фенилтиокарбамидом, то это позволит вам произвести грубую оценку способности людей ощущать вкус этого вещества. Сравнивая способность ощущать этот вкус у родителей и детей, Снайдер (Snyder, 1932) проверял применимость в этом случае моногенной гипотезы. Результаты были совместимы с такой гипотезой (см. Fuller, Thompson, 1960). Хестон (Heston, 1970) высказал мнение, что предрасположенность человека к заболеванию шизофренией, возможно, тоже определяется одним геном.

Моногенная гипотеза оправдывается не во всех случаях. Примером могут служить исследования Ротенбулера (Rothenbuhler, 1967), изучавшего «гигиеническое» поведение медоносной пчелы. Оно состоит в удалении личинок, пораженных американским гнильцом. Пчелы некоторых линий вскрывают ячейки с такими личинками и выбрасывают личинок из улья. Другие пчелы этого не делают. Скрещивания показали, что этот признак контролируется двумя генами, которые распределяются независимо и, судя по этому, находятся, вероятно, в разных хромосомах. Один из генов контролирует вскрывание ячеек, а другой — удаление личинок из улья.

Для некоторых других признаков данные о расщеплении гибридного потомства не согласуются с гипотезами о действии одного или немногих генов. Такие признаки, видимо, контролируются большим числом генов, каждый из которых оказывает лишь слабое влияние на фенотип.

Плейотропия и признаки с непрерывным распределением

Все признаки, которые мы до сих пор рассматривали при анализе моногенного наследования, характеризовались *дискретным распределением.* В этом случае каждую особь по ее фенотипу можно отнести к одной из нескольких обособленных категорий, а промежуточные фенотипы не встречаются. Примером дискретного признака служит пол. Особь может быть либо самцом, либо самкой — промежуточные формы очень редки. Устойчивость к аудиогенным судорогам, писк мышей, ощущение вкуса фенилтиокарбамида, гигиеническое поведение — всем этим признакам свойственно дискретное распределение. Поскольку мы можем относить особей к четко разграниченным группам, проводить генетический анализ сравнительно просто. К сожалению, для большинства признаков, касающихся поведения животных, характерно непрерывное распределение. По степени проявления такого признака особь может находиться в любой точке некоторого континуума. Размеры и вес тела, число квадратов, посещаемых в тесте

с открытым полем, время возвращения детеныша в гнездо — все это признаки с непрерывным распределением.

Можно ли в признаке с непрерывным распределением обнаружить влияние отдельных генов? Ответ будет утвердительным, однако при этом возникает ряд трудностей. Одна из них — проблема идентификации особей, у которых есть интересующий нас ген. Так как мы не можем видеть гены непосредственно, мы должны полагаться на косвенную оценку генотипов. Наиболее распространенный метод основан на явлении *плейотропии*. Так называют одновременное влияние гена на несколько различных признаков. Наличие или отсутствие гена можно установить по одному из его плейотропных эффектов. Затем можно перейти к поиску сопутствующего влияния этого гена на поведение. Например, у мышей альбинизм контролируется одним рецессивным геном. Было показано, что ген альбинизма влияет на некоторые поведенческие признаки; в частности, у мышей, имеющих этот ген, понижена активность в открытом поле (DeFries, 1969). При работе с дрозофилой можно применять и более сложные методы выявления эффектов единичных генов (см , например, Kessler, Kraemer, 1975).

Среди исследователей нет согласия относительно того, имеет ли смысл искать эффекты отдельных генов, изучая признаки с непрерывным распределением (см , например, Wilcock, 1969; Thiessen, 1971) По-видимому, большая часть признаков, представляющих интерес для исследователей поведения животных, имеет непрерывное распределение и детерминирована действием многих генов, каждый из которых сравнительно мало влияет на фенотип.

КАКОВ ОТНОСИТЕЛЬНЫЙ ВКЛАД ГЕНЕТИЧЕСКИХ И СРЕДОВЫХ ФАКТОРОВ В НАБЛЮДАЕМУЮ ИЗМЕНЧИВОСТЬ?

Исследуя признаки с непрерывным распределением, зависящие от многих генов, необходимо применять методы биометрической, или количественной, генетики (см Falconer, 1960). Эти методы позволяют оценивать ряд характеристик или параметров генетической структуры, которые влияют на интересующую нас особенность поведения. Однако расчеты основываются здесь на ряде допущений относительно свойств генов и шкалы измерения зависимой переменной. Поскольку при работе с данными о поведении эти допущения не всегда легко оправдать, при рассмотрении некоторых более сложных моделей вполне уместен известный скептицизм.

Наследуемость

В генетике поведения большое значение придается вычислению *наследуемости* Эта величина говорит о том, какую долю общей изменчивости данного признака (в популяции) можно отнести за

счет различий в генотипе. Нам нужно будет сначала рассмотреть метод оценки изменчивости — изменение variансы. Варианса служит показателем дисперсии (или изменчивости) выборки. Предположим, что у нас есть две группы животных по три особи в каждой; животные одной группы посетили соответственно 49, 50 и 51 квадрат открытого поля, а животные другой группы — 30, 50 и 70 квадратов. Средние для обеих групп между собой равны, однако группы различаются по вариабельности отдельных значений относительно средней: во второй группе изменчивость больше. Варианса позволяет оценивать эту изменчивость количественно.

Варианса — это средняя величина квадратов отклонений от среднего значения признака. Для вычисления вариансы находят разности между каждой величиной и средней, возводят их в квадрат и находят среднюю от этих квадратов. Вариансы двух приведенных выборок равны соответственно 0,7 и 266,7.

Сущность многих статистических методов расчета и основа для определения наследуемости заключаются в процедуре разделения вариансы по источникам ее происхождения. Например, часть изменчивости, или вариансы, при измерении активности мышей в открытом поле может быть связана с генетическими различиями, а часть — со средовыми факторами. Если мы обозначим общую фенотипическую вариансу группы как V_T, то V_G будет вариансой, связанной с различиями в генотипе, V_E — вариансой, связанной с внешней средой, а V_I — с их взаимодействием. Тогда

$$V_T = V_G + V_E + V_I.$$

Обычно считают, что величиной V_I можно пренебречь, и тогда формула сокращается до

$$V_T = V_G + V_E.$$

«Наследуемость» в широком смысле, или *коэффициент генетической детерминации* (CGD), определяется как доля общей вариансы, связанная с генетическими факторами:

$$\mathrm{CGD} = \frac{V_G}{V_T}.$$

CGD — это отношение, которое может принимать значения от 0 до 1. Следует вспомнить, что всех особей одной инбредной линии можно считать генетически идентичными. Таким образом, в инбредной линии отсутствует генетическая варианса, поэтому как V_G, так и CGD должны быть равны нулю. Это не означает, что на данный признак генотип не влияет, а значит лишь, что в *данной группе* животных нет той доли изменчивости, которая определялась бы различиями в генотипе. Если бы мы могли выращивать группу генетически гетерогенных особей в совершенно одинаковых условиях, CGD приближалось бы к 1. Это не значит,

что средовые факторы для развития данного признака несущественны, а означает лишь, что в данной группе и в данных условиях различия между особями не определяются средой.

Если мы обозначим *генетическую аддитивную вариансу* как V_A, то *истинную наследуемость*, или наследуемость «в узком смысле» (h^2), можно будет представить следующей формулой:

$$h^2 = \frac{V_A}{V_T}.$$

Различие между V_A и V_G состоит в том, что аддитивная варианса V_A — это только часть всей генетической вариансы V_G. Часть общей генетической вариансы связана с действием доминантных генов, подавляющих проявление своих рецессивных аллелей, а часть связана с эпистазом, т. е. взаимодействием между генами разных локусов. Поскольку эта часть генетической вариансы следующему поколению непосредственно не передается, при статистической обработке ее исключают, чтобы получить величины аддитивной генетической вариансы и истинной наследуемости. Величина h^2 всегда должна быть равна или меньше величины CGD, поскольку V_A — только часть общей генетической вариансы V_G. «Наследуемость признака — один из самых важных популяционных параметров, которые можно оценить методами количественной генетики» (DeFries, Hegmann, 1970, p. 27).

Вычисление наследуемости

Наследуемость или CGD можно вычислять многими способами. Для людей можно использовать результаты близнецового анализа, корреляции между родителями и детьми и между сибсами. В исследованиях, проводимых на животных, обычно используют метод отбора, менделевские скрещивания или диаллельное скрещивание (см. ниже), чтобы находить величины h^2 или CGD.

У Фуллера (Fuller, 1960) мы находим пример вычисления CGD на основе данных менделевского скрещивания при изучении исследовательской активности мышей, помещенных в лабиринт. Полученные данные представлены в табл. 7.2. Здесь приводятся средние и варианcы величин исследовательской активности для двух инбредных линий, BR и A, и для их гибридов F_1 и F_2.

Для оценки CGD нам нужно знать величины оценок V_G и V_T. Поколение F_2 содержит практически все генотипы и поэтому поможет нам получить оценку V_T. Поскольку все особи в каждой из инбредных линий и в гибридном поколении F_1 генетически идентичны друг другу (все животные F_1 гетерозиготны по всем локусам, по которым различаются инбредные линии), генетической вариансы внутри каждой из этих групп не будет. Каждая из по-

Таблица 7.2

Исследовательская активность у мышей линий C57BR и A/Jax и их гибридов (Fuller, 1960)

Линия мышей	Число животных	Средняя	Варианса (V)
C57BR	40	22,9	9,74
A	40	1,0	16,48
F_1 (C57×A)	38	17,0	12,23
F_1	92	16,1	29,60

лучаемых величин вариансы будет оценкой V_E. Наилучшей оценкой V_E будет средняя для трех варианс:

$$V_E = \frac{V_{P_1} + V_{P_2} + V_{F_1}}{3} = \frac{9,74 + 16,48 + 12,23}{3} = 12,82.$$

Генетическую вариансу V_G можно найти, вычтя V_E из V_T ($V_G = V_T - V_E$; 29,60—12,82=16,78). Тогда

$$CGD = \frac{V_G}{V_T} = \frac{16,78}{29,60} = 0,57.$$

Таким образом, мы установили, что несколько больше половины вариансы исследовательской активности у этих групп связано с генетическими факторами. Сходные величины были получены при исследовании мышей линий C57BL и BALB/c (DeFries, Hegmann, 1970).

Хотя этот метод дает хорошую аппроксимацию величины CGD, его часто не удается применить в исследованиях по генетике поведения. Дело в том, что варианса F_2 нередко бывает не выше вариансы F_1 или родительских линий — так называемый «эффект Трайона» (Hirsch, 1967; DeFries, Hegmann, 1970). Это, видимо, связано с тем, что признаки поведения обычно находятся под влиянием большого числа генов.

Наследуемость или CGD определяли, используя множество линий, методов и поведенческих признаков. Фуллер и Уаймер (Fuller, Wimer, 1973) подвели итог некоторым результатам; оказалось, что эти величины варьируют в пределах от 0,22 для агрессивности у кур (оценка с использованием метода отбора) до 0,89 для половой активности морских свинок (по данным скрещивания инбредных линий).

Интерпретация наследуемости и CGD

Главная ценность понятия «наследуемость» — то, что оценка этой величины позволяет предсказывать успешность искусствен-

ного отбора. Зная величину наследуемости и селекционного дифференциала (это показатель того, насколько строго выбираются из популяции родительские пары), можно предвидеть результаты отбора, которые будут получены в последующих поколениях. Или же, зная селекционный дифференциал и измерив результаты отбора, можно определить наследуемость. Например, при отборе на уровень активности в открытом поле Де-Фриз и др. (DeFries et al., 1970) получили величину «реализованной» наследуемости, равную 0,31.

Величины наследуемости (и CGD) часто используют для сравнения относительной роли генетической варианcы в детерминации различных признаков. Хотя это использование в целом правомерно, оно чревато потенциальными трудностями. Прежде всего, оценки наследуемости могут меняться от популяции к популяции. Величина наследуемости применима только к той популяции, для которой она была определена. Если, например, вы будете работать с другой группой инбредных линий, наследуемость может заметно измениться. Признак, который обнаруживает высокую наследуемость в генетически гетерогенной популяции, должен обнаружить наследуемость, близкую к нулю, внутри одной инбредной линии.

Далее, наследуемость будет изменяться в зависимости от внешних условий. Если определять у группы мышей линий BR и A уровень исследовательской активности в лабиринте, вырастив их в иных условиях, чем в эксперименте, представленном в табл. 7.2, то величины наследуемости могут оказаться совсем иными. Хендерсон (Henderson, 1970a), используя задачу на поиск пищи, сравнивал поведение инбредных мышей, выращенных в стандартных условиях и в обогащенной среде. Он нашел, что у мышей, выращенных в стандартных лабораторных клетках, наследуемость имела величину 0,04, а при обогащенной среде она достигала 0,37. Исследователь, содержавший мышей в стандартных условиях, мог бы заключить, что генетическая варианса очень мала. Это резко отличалось бы от результатов того исследователя, который выращивал животных в более сложной обстановке. Полная картина становится ясной только тогда, когда одновременно исследуют мышей, выращенных в тех и других условиях.

Наконец, тот факт, что один признак имеет более высокие величины наследуемости, нежели другой, даже при измерении у определенной группы особей в определенных условиях, не обязательно означает, что признак, имеющий более низкую величину наследуемости, легче подвержен модификации. Этому есть несколько причин Например, может оказаться, что внешние воздействия, изменяющие признак с высокой наследуемостью, более эффективны или более изменчивы, чем те, которые определяют варьирование признака с низкой наследуемостью.

Таким образом, хотя вычислять и сравнивать величины наследуемости полезно, здесь очень легко впасть в ошибку. Поэтому

исследователи в области генетики поведения сейчас меньше акцентируют вопрос о доле изменчивости, связанной с генетическими факторами, и уделяют больше внимания развитию, физиологическим механизмам и адаптивному значению поведенческих признаков, а также взаимодействию генов и условий среды.

КАКИЕ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ ОПОСРЕДУЮТ ВЛИЯНИЕ ГЕНОВ НА ПОВЕДЕНИЕ?

Гены не действуют на поведение магически. Пути от генов к особенностям поведения — это чрезвычайно сложные цепи биохимических, морфогенетических и физиологических процессов. Изучение этих путей только начинается, однако сейчас это одно из самых увлекательных направлений в генетике поведения. Гаулд (Gould, 1974) назвал это направление «молекулярной этологией».

Гены и биохимия

Биохимически ген можно рассматривать как участок молекулы ДНК, кодирующий синтез определенного полипептида. Молекулы ДНК, находящиеся в клеточном ядре, передают свою специфичность РНК (рибонуклеиновой кислоте). РНК направляет биохимическую активность цитоплазмы клетки, что в конечном счете приводит к образованию структурных белков и активных ферментов (см. Thiessen, 1972; McClearn, DeFries, 1973). Ферменты — это катализаторы биохимических реакций, скорость которых они изменяют. Эти реакции влияют на скелет, мышцы, эндокринные железы, вегетативную, периферическую и центральную нервную систему и т. д. — на все системы тела. Очевидно, что должны существовать вполне определенные пути от генов к ферментам, влияющим на биохимию мозга и поведение. К сожалению, эти пути еще не вполне ясны. Последнее звено этой цепи будет рассматриваться в главе 11.

Не все гены одинаковым образом влияют на синтез РНК. Гены, непосредственно участвующие в построении РНК, называются *структурными генами*. Согласно модели Жакоба и Моно, существуют еще две важные группы генов. *Операторы* осуществляют «включение» и «выключение» структурных генов. *Гены-регуляторы* действуют, усиливая или ослабляя активность операторов. Таким образом, существует сложное взаимодействие между стимулирующим и тормозящим действием одних генов на другие. Их активность чувствительна к биохимическим факторам организма. Некоторые гены, по-видимому, включаются или выключаются на определенных стадиях развития или в определенных условиях При таком представлении о работе генов слова о том, что гены и условия среды непрерывно взаимодействуют, образуя единую динамическую систему, перестают быть риторикой или чистым тео-

ретизированием: все это оказывается неизбежным результатом сложных биохимических реакций.

Методы физиологической генетики поведения

Мы рассмотрим четыре основных метода изучения физиолого-биохимических путей от генов к поведению: метод корреляции, отбор, метод инбредных линий и использование генетических мозаиков.

Корреляция. Корреляционный метод заключается в поиске физиологических коррелятов тех или иных поведенческих фенотипов. Хорошим примером служит исследование фенилкетонурии — заболевания, которое ведет к задержке умственного развития и определяется одним геном. Отделить фенилкетонурию от других форм умственной отсталости помог случай: один норвежский зубной врач, лечивший двух умственно отсталых детей, обратил внимание, что исходящий от них запах усиливает его астматические приступы. Был проведен ряд химических анализов, и оказалось, что в моче этих детей имеется избыток фенилпировиноградной кислоты. Накопление этой кислоты и другие биохимические и поведенческие аномалии оказались следствием генетически детерминированного отсутствия одного-единственного фермента — фенилаланингидроксилазы.

Теперь проверка новорожденных на наличие фенилкетонурии получила широкое распространение. Если это состояние обнаруживают в раннем возрасте, то диета с пониженным количеством фенилаланина, по-видимому, сводит его последствия к минимуму (см. McClearn, DeFries, 1973). Биохимическая основа фенилкетонурии была раскрыта непосредственно в результате поиска признаков, коррелирующих с умственной отсталостью.

Отбор. В экспериментах с искусственным отбором разводят животных, отбираемых на основе определенного фенотипа. Однако при этом почти невозможно контролировать путь или пути, которые обеспечивают проявление такого признака. Например, можно осуществлять отбор на эффективность научения в лабиринте, надеясь вывести «умную» и «тупую» линию крыс. Можно действительно вывести линии, которые хорошо или плохо обучаются в лабиринте из-за различий в эмоциональной реакции на помещение в аппарат для тестирования, в реакции на лишение пищи или в чем-то другом (см., например, Searle, 1949). К счастью, в конце эксперимента можно исследовать полученных животных и найти корреляты тех фенотипических различий, которые были созданы путем отбора. Такие линии животных существенно помогают в поиске механизмов, опосредующих влияние генов на поведение.

Лагершпец (Lagerspetz, 1969) осуществил селекцию мышей на высокую и низкую агрессивность. Последующий анализ показал,

что линии различаются по весу семенников, содержанию адреналина в надпочечниках и концентрации серотонина в переднем мозге. Для того чтобы установить, являются ли какие-то из этих особенностей причиной агрессивного поведения, нужны дальнейшие исследования. Коллинс (Collins, 1970) предложила еще один дополнительный подход. Она исследовала агрессивное поведение мышей, которых отбирали на большой и на малый вес мозга, и нашла, что животные с низким весом мозга более агрессивны.

Инбредные линии. Инбредные линии мышей различаются по большому числу биохимических, физиологических и анатомических признаков, точно так же как и по поведению. Выявление таких различий позволяет проводить ряд исследований, цель которых — установить возможные причинные связи между варьирующими признаками и особенностями поведения. Можно привести много примеров подобного подхода. Уаймер и др. (Wimer et al., 1969) исследовали девять инбредных линий мышей и нашли, что все они различаются по индексам относительного объема разных отделов мозга. Хегман (Hegmann, 1972) обнаружил у инбредных линий различия в скорости проведения возбуждения в хвостовом нерве Оба этих факта послужили стимулом для дальнейшего изучения функциональных связей между разного рода признаками

Шлезингер, Богган и Фридман (Schlesinger et al., 1970) нашли, что у мышей двух линий, резко различающихся по устойчивости к аудиогенным судорогам, DBA и C57BL (см табл. 7.1), неодинакова концентрация некоторых нейромедиаторов в головном мозгу. На вероятную причинную связь между этими признаками указывают данные об изменениях концентраций нейромедиаторов и устойчивости к судорогам в процессе развития, а также результаты экспериментов с введением веществ, изменяющих содержание этих нейромедиаторов в мозгу.

Генетические мозаики. Бензер и его сотрудники (см., например, Benzer, 1973) осуществляют важную, с далеким прицелом программу исследования, в которой они пытаются осуществить «генетическое рассечение» поведенческих актов дрозофилы. Воздействуя на мух мутагенами — облучением или химическими веществами, — можно получить значительное число мутантных фенотипов. Одна из мутаций, называемая *stuck*, проявляется в том, что для самцов затруднено отделение от самки после нормальной 20-минутной копуляции При другой мутации — *coitus interruptus* — самец прекращает копуляцию вдвое раньше, чем в норме, и в результате не оставляет потомства С помощью сложных генетических методов Бензер и его сотрудники смогли сделать еще один шаг — создать генетических мозаиков, т. е. особей, у которых некоторые ткани тела были мутантными, а другие имели нормальный генотип. Затем с использованием ряда математических приемов определяли, какая часть тела животного должна быть мутантной,

чтобы проявилась аномальная форма поведения. В некоторых случаях эта ключевая структура могла находиться далеко от эффекторов, осуществляющих внешнее поведение. Одна из обнаруженных мутаций была названа *wings up*: крылья у мутантных мух подняты вертикально вверх, так что муха не может летать. Во всех остальных отношениях поведение не отличалось от нормы. Можно было предполагать, что признак *wings up* связан с дефектом в самих крыльях, с изменениями в мышцах или с какими-то отклонениями в работе центральных нейронов, управляющих движениями крыльев. Результаты анализа, проведенного Бензером, указывают на то, что в основе этой аномалии лежат изменения в работе грудных мышц. Такие же методы применялись при исследовании полового поведения и научения.

ЧТО МОЖЕТ СКАЗАТЬ НАМ ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПОВЕДЕНИЯ ОТНОСИТЕЛЬНО АДАПТИВНОГО ЗНАЧЕНИЯ ПРИЗНАКА?

Ставя вопрос об адаптивном значении признаков, мы пытаемся определить, какие из них существенно влияют на приспособленность, и выяснить пути, по которым осуществляется это влияние. Некоторые указания на возможную адаптивную ценность признака можно получить, рассматривая такие явления, как *инбредная депрессия* и *гетерозис* (Falconer, 1960; Bruell, 1964, 1967), хотя этот метод нельзя считать непогрешимым. Инбридинг — это скрещивание особей, происходящих от общего предка. Когда происходит инбридинг, например при скрещивании сибсов в процессе создания инбредных линий, жизнеспособность потомства обычно снижается. Инбредную депрессию можно определить как уменьшение средней фенотипической выраженности признаков, полезных для размножения, физиологической эффективности организма или нормального поведения (по Falconer, 1960, видоизменено). Гетерозис, или гибридная сила, — это противоположность инбредной депрессии. При скрещивании особей из разных инбредных линий у потомства обнаруживается усиление тех признаков, которые были ослаблены в результате инбредной депрессии.

По-видимому, инбредная депрессия и гетерозис проявляются только в отношении тех признаков, которые заметным образом влияют на приспособленность Но хотя о приспособительном значении признаков и можно предположительно судить по результатам инбридинга, такие исследования довольно трудоемки. В генетике поведения большинство исследователей оценивает адаптивное значение признаков по результатам скрещивания различных инбредных линий. Сущность метода состоит в том, что скрещивают две инбредные линии и сравнивают изучаемые признаки у потомства F_1 с соответствующими признаками у родительских линий При некоторых типах скрещиваний и для некоторых при-

знаков величины признака у F_1 будут располагаться около величины, лежащей посередине между его величинами у обеих родительских линий. Этот случай мы назовем *промежуточным наследованием*. В других случаях F_1 будет по данному признаку значительно ближе к одному из родителей, чем к другому, т. е. проявится *направленное доминирование* (см., например, табл. 7.2). И наконец, в F_1 может обнаруживаться истинная гибридная сила, или гетерозис, когда величина признака превосходит таковую у обоих родителей. Промежуточное наследование может объясняться тем, что либо на данный признак не действовал отбор, либо происходил стабилизирующий отбор (т. е. отбор на промежуточные величины). В случаях направленного доминирования естественный отбор, по-видимому, благоприятствовал особям, у которых величины признака отклонялись в ту же сторону, в которую отклоняются от средней родительской величины признаки у F_1. Таким образом, если при скрещивании инбредных линий наблюдается отклонение от картины промежуточного наследования, то данный признак, вероятно, влияет на приспособленность и величины, отклоняющиеся от родительской средней в сторону величин у F_1, в естественных условиях адаптивны.

Однако на основании данных одного-единственного скрещивания двух инбредных линий делать выводы рискованно, поскольку такое скрещивание может быть нерепрезентативным. Поэтому обычно используют схему *диаллельного скрещивания*. Диаллельное скрещивание — это такая схема эксперимента, когда получают все возможные варианты F_1 от скрещивания трех или более инбредных линий в разных комбинациях. В табл. 7.3 приведен соответствующий пример. Материнские генотипы расположены здесь по вертикали, а отцовские — по горизонтали. В результате данные для самих инбредных линий оказываются на главной диагонали (выделены полужирным шрифтом). Все величины вне этой диаго-

Таблица 7.3

Пример схемы диаллельного скрещивания: данные по частоте садок во второй серии второго теста для крыс четырех инбредных линий и двенадцати гибридных генотипов F_1 (Dewsbury, 1975a)

Материнская линия	Отцовская линия			
	ACI	F344	LEW	WF
ACI	**5,2**	1,6	2,3	2,8
F344	1,3	**3,1**	2,4	2,0
LEW	2,9	2,4	**5,3**	4,5
WF	2,9	1,7	5,0	**6,4**

нали относятся к F_1. Когда у всех или почти всех особей F_1 величины признака существенно отклоняются от величин, характерных для промежуточного наследования, можно сделать вывод, что данный признак существен для приспособленности. Можно видеть, что в табл. 7.3 для всех типов скрещиваний величины F_1 оказались ниже обеих родительских. Поэтому весьма вероятно, что данный признак влияет на приспособленность и что адаптивны его низкие величины.

Следует отметить, что диаллельное скрещивание — исключительно мощный метод, позволяющий оценить большое число генетических параметров, включая наследуемость, величину материнского эффекта, направленное доминирование и эпистаз (Broadhurst, 1967).

Методом диаллельного скрещивания было изучено множество признаков. Такие особенности поведения, как предпочтение алкоголя и частота дефекации в «открытом поле», обнаруживают тенденцию к промежуточному наследованию (см. Bruell, 1967). На основании полученных данных мы могли бы заключить, что адаптивны следующие признаки, проявляющие направленное доминирование: высокий уровень активности в колесе и исследовательской активности в лабиринте у мышей (см. Bruell, 1967); высокая скорость спаривания у дрозофилы (Fulker, 1966); большой вес мозга у мышей (Henderson, 1970); низкая частота садок у крыс (Dewsbury, 1975a); более эффективное научение в большинстве задач (см. Wahlsten, 1972).

В главе 14 мы вернемся к рассмотрению диаллельного скрещивания и к возможному эволюционному объяснению упомянутых выше явлений.

КАКИМ ОБРАЗОМ ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ГЕНОВ И ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ ПРИВОДИТ К ОПРЕДЕЛЕННОМУ ПОВЕДЕНИЮ?

Мы уже несколько раз упоминали о взаимодействии генов и внешней среды и еще не раз будем говорить о нем: это очень важный вопрос. Суть дела заключается в том, что в разных условиях среды одни и те же гены могут вызывать различные эффекты и, наоборот, одно и то же экспериментальное воздействие может приводить к неодинаковым последствиям у животных с разными генотипами.

Превосходный пример взаимодействия генов и среды мы находим в работе Бове и др. (Bovet et al., 1969), изучавших выработку реакции избегания у мышей. Инбредные животные должны были обучаться двустороннему избеганию (см. гл. 16). Мышь помещали в камеру, перегороженную пополам стенкой, в которой была дверка. Животное должно было научиться переходить в

соседнее отделение камеры не позже пяти секунд после включения света, иначе оно получало электрический удар. Мыши разных инбредных линий обучались этому, как и следовало ожидать, с разной скоростью.

Наиболее интересная часть исследования началась, когда экспериментаторы стали изменять длительность интервала между пробами. Проблема «распределенное или массированное обучение?» — классическая проблема экспериментальной психологии. Обычно считается, что научение в большинстве задач идет успешнее, когда тренировочные пробы рассредоточены во времени, чем когда они сгруппированы в один или малое число сеансов. Бове и его сотрудники сравнивали мышей линий C3H и DBA по скорости выработки избегания при разных интервалах между пробами. Каждая из мышей получила 250 проб. Интервал между ними составлял обычно 30 с. Одной группе мышей каждой из линий все 250 проб были даны в одном сеансе («ситуация с нулевым интервалом»). Другой группе каждой линии пробы давались «блоками» по 50 в каждом или с интервалами между блоками соответственно в 5, 15, 30, 60 и 120 мин или 24 ч для разных групп. Полученные интересные результаты представлены на рис. 7.4. У мышей C3H была обнаружена закономерная связь между интервалом и скоростью научения; они обучались лучше, когда пробы были сильно сближены («нулевой» интервал), чем когда они были сильно рассредоточены во времени (24 ч). Для мышей DBA полученные данные были столь же закономерными, но взаимосвязь у них была прямо противоположной: при массированных пробах они обучались *хуже*, чем при распределенных во времени. Таким образом, одни и те же условия вызывали у мышей с различным генотипом диаметрально противоположные эффекты. На межлинейные различия по активности в «открытом поле» сильно влиял уровень освещенности во время опытов (см., например, McClearn, 1960).

Эти данные должны служить серьезным предостережением для исследователей поведения. Большая часть работ в этой области направлена на поиск *общих* законов поведения. Такие законы должны связывать факторы, влияющие на поведение, с последствиями этих влияний. В формулировках таких законов обычно не указывается природа организма (например: «распределенные во времени сеансы обучения более эффективны, чем массированные»). Здесь важно отметить, что для многих факторов, влияющих на поведение животного, природа организма должна быть неотъемлемой частью формулировки любого «закона» (Hirsch, 1963; Vale, Vale, 1969; Fuller, Wimer, 1973). У животных с разным генотипом один и тот же фактор может вызывать совершенно разные эффекты. Результаты взаимодействия генотипа и среды в особенности необходимо учитывать при исследовании развития поведения (Vale, Vale, 1969; Henderson, 1968a).

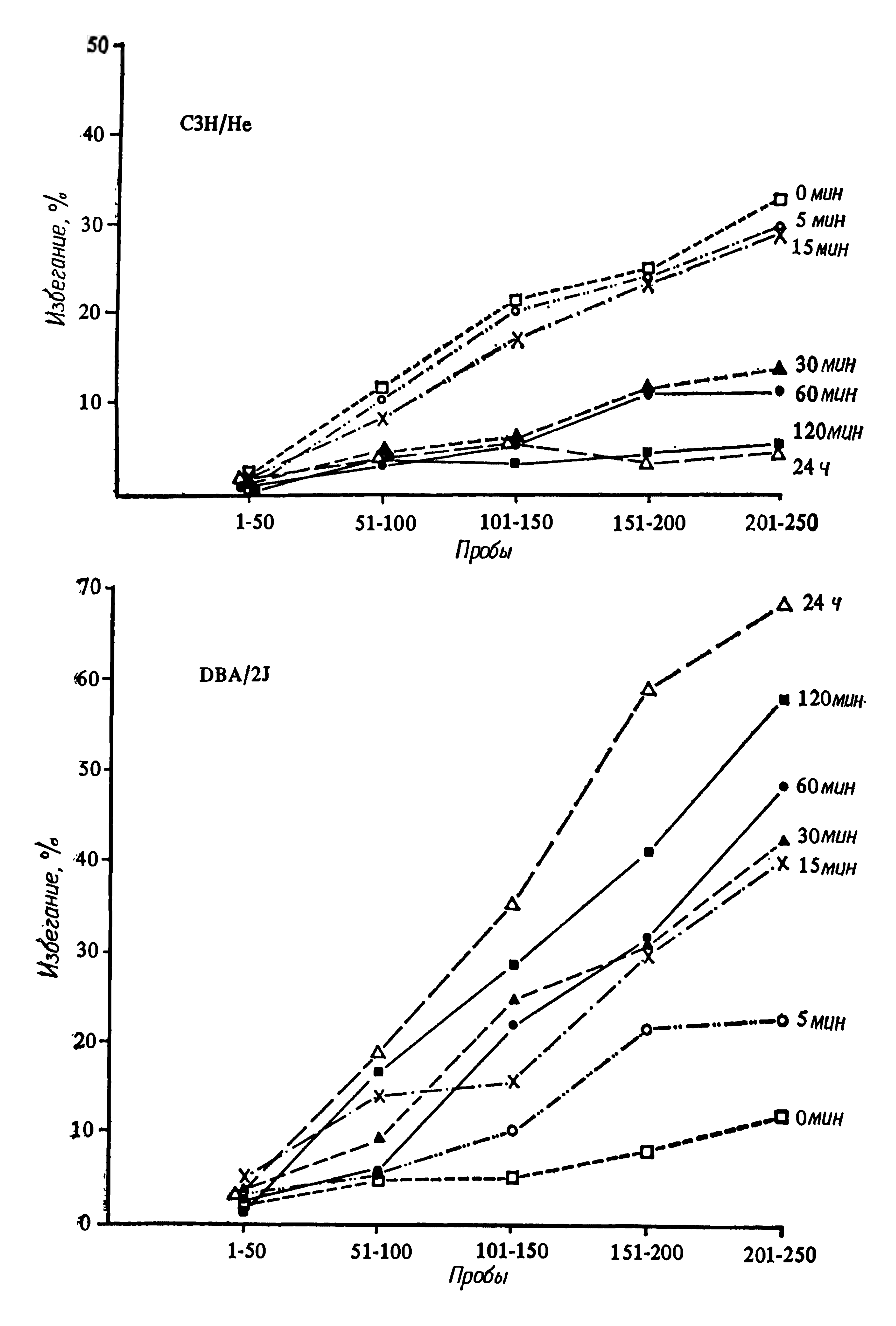


Рис. 7.4. Выработка реакции избегания у мышей линий C3H и DBA на протяжении 250 проб при разной длительности интервала между блоками проб. (Bovet et al., 1969.)

РОЛЬ ГЕНЕТИЧЕСКИХ АСПЕКТОВ В НАУКЕ О ПОВЕДЕНИИ

В будущем развитии науки о поведении животных генетика поведения может сыграть важную роль. Эта роль имеет три аспекта. Первый — это вклад самих генетических исследований. Есть много интереснейших явлений, генетическая основа которых сейчас изучается, и выяснение ее существенно скажется на всей науке о поведении животных. Второй аспект — создание ценных экспериментальных объектов. Генетик может создавать такие объекты, как, например, генетические мозаики или линии с различным весом мозга, и применять для изучения процессов развития такие методы, которые могут быть очень полезны для исследователей поведения. И наконец, данные генетики поведения заставляют нас с осторожностью подходить к формулированию закономерностей, характеризующих поведение.

КРАТКИЕ ВЫВОДЫ

Данные о влиянии генов на поведение можно получать с помощью ряда различных методов, включая исследование инбредных линий, искусственный отбор и межвидовую гибридизацию.

Иногда влияние отдельных генов на поведение можно выявить, используя менделевские скрещивания, а также плейотропные эффекты генов, основная функция которых известна.

Существуют методы, позволяющие выяснять, какая доля общей вариансы того или иного поведенческого признака в данной популяции связана с генетическими или аддитивными генетическими факторами.

Пути от гена к поведению очень сложны, но потенциально доступны для понимания; они включают биохимические, морфогенетические и физиологические этапы.

Эффекты гетерозиса, выявляемые с помощью диаллельного скрещивания, могут указывать на возможное адаптивное значение данного поведенческого признака.

Средовые влияния взаимодействуют с генотипом. Понимание этих взаимодействий существенно необходимо при формировании законов поведения.

Глава 8

ИНДИВИДУАЛЬНЫЙ ОПЫТ И ОНТОГЕНЕЗ ПОВЕДЕНИЯ

Развитие поведения — это результат взаимодействия генотипа и среды. Генетические факторы рассматривались в главе 7, а в этой главе мы рассмотрим средовые влияния

Большое число современных исследователей приняло эпигенетическую концепцию развития поведения.

Эпигенетический подход подразумевает, что все реактивные системы организма формируются в процессе онтогенеза и что развитие связано с интеграцией воздействий со стороны внутриорганизменных процессов и стимулирующих внешних влияний При этом считается, что эффекты генов зависят от условий внешней среды и генотип может вступать в разного рода взаимодействия в зависимости от существующих внешних условий С точки зрения эпигенетика внешняя среда не просто поддерживает развитие, а активно участвует в определении самой структуры и организации каждой из реактивных систем (Moltz, 1965, p 44)

Итак, онтогенез поведения нужно понимать как результат сложного и непрерывно изменяющегося взаимодействия между организмом и средой. Одна из трудностей при таком подходе состоит в том, что иногда нелегко бывает найти отправную точку Если мы начнем с рассмотрения влияний среды, то сразу будет ясно, что при этом придется игнорировать все время изменяющуюся природу организма. Если же начать с изменяющейся организации тела, то можно получить упрек в игнорировании внешних влияний и того факта, что ход развития неизбежно должен быть разным в разных условиях Все дело в том, что если мы хотим когда-нибудь постигнуть все эти сложные процессы, мы должны прибегать к упрощениям и абстракции. При этом, однако, важно, чтобы мы помнили об этих упрощениях и попытались позднее свести разного рода динамичные отношения в единую, полную картину развития.

Сначала мы рассмотрим онтогенез поведения, как он протекает у некоторых видов в условиях, более или менее типичных для данного вида, поскольку этот процесс можно принять за некий непрерывно изменяющийся «основной уровень», на который воздействуют средовые факторы Затем мы обратимся к влияниям специфических средовых воздействий

Прежде чем мы двинемся дальше, нужно сделать еще два предварительных замечания. Во-первых, процесс развития — это процесс *непрерывный*, в котором изменения во времени могут быть небольшими и постепенными. Однако исследователи онтогенеза поведения обычно ради удобства стремятся разделить этот

процесс на отдельные стадии. Следует помнить, что, хотя такое подразделение может быть полезным, это все-таки абстрагирование от постоянно меняющейся картины, где между стадиями часто имеются весьма плавные переходы. Во-вторых, нужно помнить, что мы нередко рассматриваем процессы развития как подготовку организма к жизни во взрослом состоянии. Но нельзя забывать, что животное, для того чтобы стать функционирующей взрослой особью, должно быть жизнеспособным на всех стадиях своего развития. Поведение новорожденных особей столь же важно для общей приспособленности, как и поведение взрослого организма.

ОНТОГЕНЕЗ ПОВЕДЕНИЯ

Изучение онтогенеза поведения включает анализ изменений, происходящих до вылупления из яйца или рождения, во время вылупления или рождения и в течение всего последующего развития.

Онтогенез поведения в эмбриональный период

В большинстве исследований объектом служили здесь домашние птицы. Причина этого понятна. В скорлупе развивающегося яйца легко прорезать окошко, и если оно сделано аккуратно, можно непосредственно наблюдать ход развития поведения. Подобные манипуляции у живородящих млекопитающих значительно более трудны.

Подробно описан ход развития стереотипных двигательных актов у куриного эмбриона (Hamburger, 1963, 1971; Oppenheim, 1974). Хамбургер различает подвижность трех типов:

Категория А — спонтанная подвижность. Это результаты автономных (самоуправляемых) нервных разрядов, которые могут возникать в спокойных, неизменяющихся условиях среды (при отсутствии сенсорных стимулов).

Категория В — эндогенно стимулируемая подвижность. Это движения, которые запускаются или вызываются гуморальными агентами (жидкостями тела) или иными изменениями во внутренней среде.

Категория С — вызванная подвижность. Сюда относятся движения, возникающие в результате стимуляции сенсорных систем внешними факторами.

У куриного эмбриона спонтанная подвижность начинается примерно через 3,5—4 дня после начала инкубации в виде небольших наклонов головы Периоды таких движений возникают с нерегулярными интервалами; их длительность со временем постепенно увеличивается, а интервалы между ними сокращаются. Пик этой активности приходится на 13-й день. Движения в это время охва-

тывают голову, туловище, конечности, пальцы, глазные яблоки, веки и клюв и обычно выглядят бесцельными, отрывистыми и судорожными.

Начиная примерно с 17-го дня появляется совершенно иной тип активности, для которого характерны высокоинтегрированные движения. Хотя они возникают несколько реже, чем более ранние изолированные движения, они в конечном счете создают ориентацию тела, удобную для вылупления, после чего следуют проклевывание и сам акт вылупления (примерно на 20-й день). В последние несколько дней перед вылуплением зародыш издает звуки.

Позднее сходная в общих чертах картина была описана у лабораторной крысы (Narayanan et al., 1971).

Хамбургер (Hamburger, 1971, p. 63) считает, что «спонтанная активность у эмбрионов предшествует активности в ответ на стимулы». Он подкрепляет этот вывод пятью группами данных:

1) двигательная система дифференцируется раньше, чем сенсорная;

2) поэтому многие зародыши производят движения *раньше*, чем становятся чувствительными к раздражению;

3) вплоть до 17-го дня развития куриного эмбриона нельзя обнаружить никакого влияния внешних стимулов на его спонтанную активность;

4) эмбрионы всех животных осуществляют спонтанные движения с первого момента появления подвижности, но только у млекопитающих они с самого начала чувствительны к сенсорной стимуляции;

5) способность к автономным электрическим разрядам, вероятно лежащим в основе спонтанной подвижности, — это, по-видимому, первичное свойство любой нервной ткани.

Хотя сенсорные стимулы как будто бы не нужны для развития спонтанной подвижности, возможно, что и стимуляция, и ранняя спонтанная подвижность необходимы для развития более поздних форм поведения (Gottlieb, 1971).

Об онтогенезе подвижности, стимулируемой эндогенно (категория B), мало что известно. Вызванные движения (категория C) начинаются у куриного эмбриона примерно на 7-й день инкубации. Эмбрион реагирует на легкое прикосновение маленькой кисточкой, а также и на более сильное раздражение. Вначале эти движения можно бывает вызвать только в области рта, но уже спустя 1—2 дня чувствительная область расширяется и охватывает всю поверхность тела. Чувствительность к проприоцептивным стимулам появляется примерно на 10-й день.

У цыпленка развитие чувствительности начинается с тактильной модальности, затем последовательно включаются вестибулярная, слуховая и зрительная системы (Gottlieb, 1968, 1971). Поразительно то, что в таком же порядке, видимо, идет развитие сенсорных систем и у самых различных млекопитающих. Готлиб

(Gottlieb, 1971) высказал предположение, что эта последовательность является общей для птиц и млекопитающих и, возможно, установилась еще у их древних предков-рептилий, если не раньше. Он пришел к выводу (Gottlieb, 1968), что лишение сенсорного входа или его обогащение в отношении лишь одной модальности вряд ли изменит порядок развития сенсорных систем у цыпленка, но может повлиять на относительную скорость развития разных систем.

Эмбрионы пекинской утки способны избирательно реагировать на материнский сигнал утки их собственного вида примерно за 5 дней до вылупления. Эта способность не зависит от предварительной возможности слышать свои собственные звуки или звуки их сибсов. Однако изменение частоты и времени нормальной звуковой стимуляции позволяет предсказуемым образом ускорять или замедлять изменения в реакциях эмбрионов на материнские сигналы (Gottlieb, 1971).

Поведение только что вылупившихся и новорожденных животных

Представители разных групп позвоночных сильно различаются по уровню развития их поведения к моменту рождения или вылупления из яйца. У некоторых видов молодые особи появляются на свет достаточно зрелыми (*зрелорождающиеся*) и уже вскоре способны осуществлять значительное число двигательных актов, включая локомоцию. Это типично для многих птиц, живущих стаями (таких, как утки и куры), для стадных копытных (овец, коз, американских лосей), для морских свинок. У других видов птенцы или детеныши вначале относительно беспомощны (*незрелорождающиеся*), и для развития локомоции и других форм поведения им требуется определенное время. К незрелорождающимся относятся многие виды певчих птиц, такие, как крапивники и кардиналы, морские птицы, живущие колониями (например, чайки), и многие млекопитающие, в том числе крысы, мыши, кошки и большинство приматов.

В период около момента вылупления в поведении цыпленка происходят большие изменения (Balaban, Hill, 1969; Clemens, 1973). У только что вылупившегося цыпленка обнаруживается резкое повышение уровня бодрствования и усиление мышечного тонуса. После вылупления дряблый губкообразный эмбрион за несколько минут превращается в активный молодой организм.

Хотя большая часть исследований по развитию поведения была проведена на позвоночных животных, хорошо известно, что только что появившаяся на свет молодь многих беспозвоночных способна к относительно сложным интегрированным движениям. Например, бабочки рода *Pieris* способны к полету менее через 2 часа после выведения из куколки. «Для способности к полету не имеют боль-

шого значения ни созревание, ни упражнение» (Petersen, Lundgren, Wilson, 1956, p. 338).

Для новорожденных млекопитающих наиболее характерны два типа поведения — сон и сосание. У многих видов новорожденные проводят во сне две трети всего времени и больше. Скорость, с которой детеныши сосут молоко, варьирует от вида к виду, но остается более или менее постоянной в пределах одного вида (Wolff, 1968).

Постнатальный онтогенез поведения

Ранний период жизни многих позвоночных — это время, когда в поведении происходят очень резкие изменения, обычно наиболее значительные из всех, происходящих на протяжении жизни. Можно выделить три категории таких изменений (Clemens, 1973). Некоторые формы поведения, имеющиеся при рождении, исчезают по мере созревания организма. У новорожденного ребенка проявляется ряд рефлексов, в том числе хватательный рефлекс (плотное сжатие кисти) при прикосновении или давлении на ладонь, рефлекс Бабинского (выпрямление большого пальца ноги и разведение остальных при раздражении подошвы) и рефлекторные поисковые движения головы и рта при стимуляции щеки. Эти рефлексы в процессе развития исчезают, хотя могут появиться вновь в старческом возрасте при органическом поражении мозга.

Второй тип изменений — это появление новых поведенческих актов. Многие из них, такие, как карабканье, ходьба и приподнимание на задние лапы, могут отсутствовать при рождении и появляться на более поздних стадиях развития.

И наконец, в ходе развития изменяется относительная частота выполнения поведенческих актов, имевшихся у новорожденного животного. Например, частота и длительность эпизодов сна или сосания заметно изменяются по мере развития организма.

Все онтогенетические изменения поведения можно рассматривать в связи с развитием нервной системы. Хотя большая часть этого развития происходит до вылупления или рождения, многое изменяется и в постнатальный период, например общее число нейронов в определенных отделах нервной системы, число дендритов (разветвлений отдельных нервных клеток), толщина коры мозга, степень миелинизации (некоторые нервы имеют оболочку из жироподобного вещества миелина), электрофизиологические и биохимические процессы (Fox, 1966; Bekoff, 1972).

Развитие нервной системы обычно происходит в направлении от заднего конца к переднему, т. е. каудальные, низшие, отделы мозга развиваются раньше, чем ростральные — высшие. Именно с этим, по-видимому, связано исчезновение некоторых рефлексов, имеющихся у новорожденных. Центры этих рефлексов, вероятно, расположены в более каудальных отделах, а тормозящие их

центры — в более ростральных. Таким образом, какой-то поведенческий акт может проявляться, пока высшие центры еще не созрели, но исчезает, как только эти центры начнут оказывать тормозящее действие. У новорожденной морской свинки наблюдается реакция лордоза, сходная с той, которая возникает у половозрелой самки, готовой к спариванию. У новорожденных детенышей эта поза появляется при тактильном раздражении, когда мать вылизывает их для стимуляции у них дефекации и мочеиспускания. Лордоз при этом делает более доступными для вылизывания нужные участки тела. Спустя несколько дней эта реакция исчезает. Бич (Beach, 1966) приписывает исчезновение этой реакции более позднему созреванию тормозных центров в вышележащих отделах мозга.

Существует значительная литература по изменениям поведения в процессе развития. Рассмотрим кратко развитие нескольких систем реакций.

Сон. Сон — это преобладающее состояние новорожденных детенышей многих животных. Однако в процессе развития время, занятое сном, и характеристики самого сна резко меняются. У новорожденных лабораторных крысят, например, как это видно из рис. 8.1, около $^{2}/_{3}$ суток проходит во сне. В то же время фактически весь сон бывает парадоксальным (БДГ) сном. Начиная примерно с 10-го или 12-го дня после рождения доля времени, проводимого в парадоксальном сне, уменьшается, тогда как время медленноволнового сна увеличивается, пока не будет достигнуто соотношение, характерное для взрослого животного. (Jouvet-Mounier et al., 1969). Сходные изменения отмечаются у кошек и морских свинок, хотя у морской свинки, как у зрелорождающегося вида, они выражены менее заметно.

Рефлексы и локомоция. Альтман и Сударшан (Altman, Sudarshan, 1975) изучали постнатальное развитие некоторых рефлексов и ряда аспектов двигательной активности. Полученные результаты представлены на рис. 8.2. Очевидно, что разные реактивные системы созревают с разной скоростью. Если новорожденного крысенка положить на спину, то у него уже с рождения наблюдается рефлекс переворачивания. Однако другие поведенческие акты (например, поднимание головы, переворачивание в воздухе, карабканье по веревке) появляются позднее. Такие действия, как спускание по веревке и перепрыгивание через «провал», бывают не полностью развиты даже к моменту прекращения материнского вскармливания.

На основе сходного исследования Фокс (Fox, 1965) подразделил развитие рефлексов и поведения у домовой мыши на пять периодов:

1) *перинатальный* (от рождения до возраста 3 дней): слабо выраженный рефлекс при стимуляции щеки, выпрямление, геотаксис и реакция постановки конечности на опору;

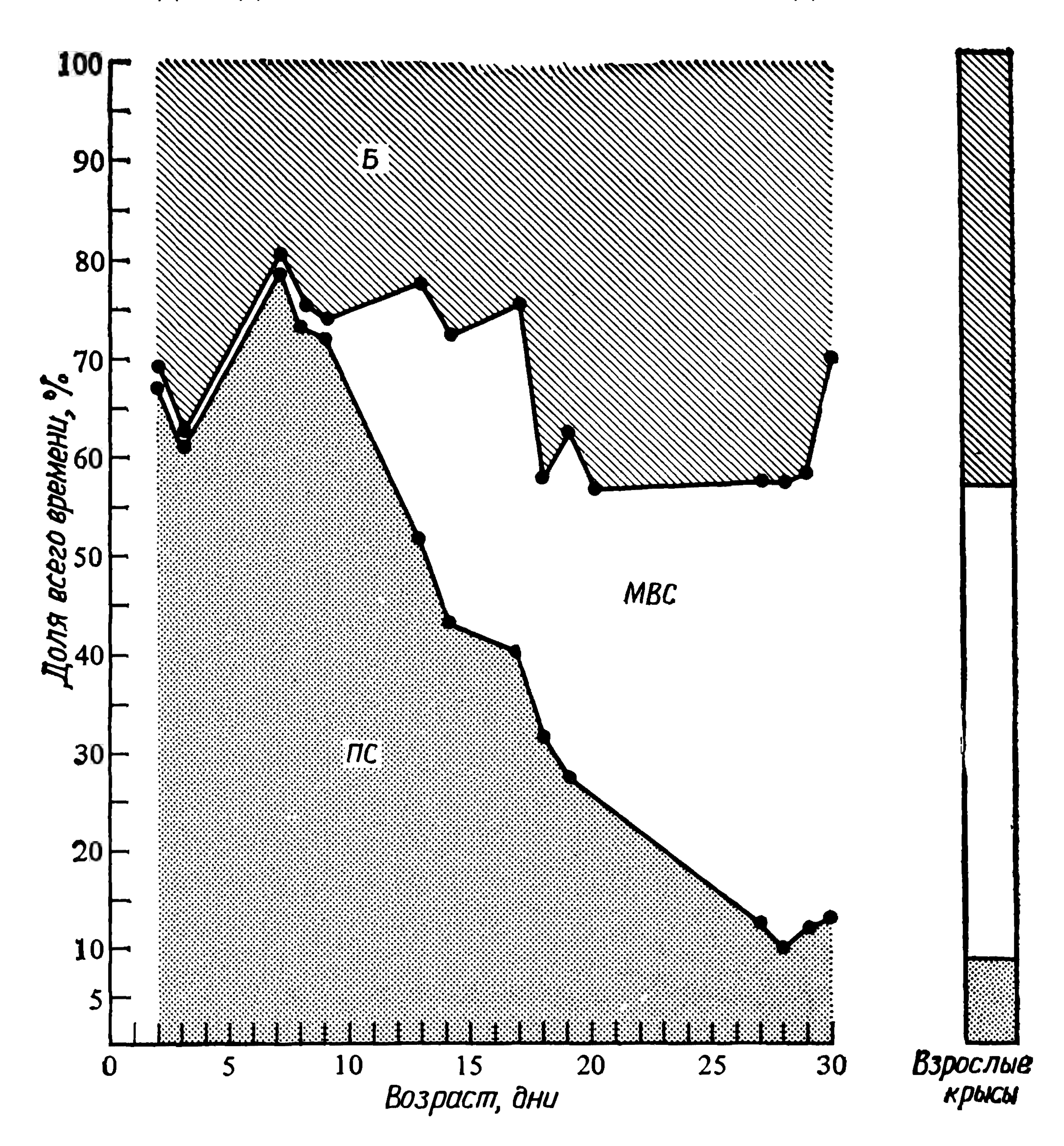


Рис. 8.1. Возрастные изменения средней доли времени бодрствования *(Б)*, медленноволнового сна *(МВС)* и парадоксального сна *(ПС)* у крысят по данным 8-часовой регистрации. (Jouvet-Mouniet et al., 1969.)

2) *неонатальный* (от 3 до 9 дней): сильные стереотипные рефлексы, наклон головы, передвижение по кругу;

3) *переходный* (от 9 до 15 дней): примитивные рефлексы, такие, как рефлекс при стимуляции щеки, исчезают; проявляется двигательная активность, характерная для взрослого животного; происходит быстрое развитие сенсорных систем;

4) *преювенильный* (от 15 до 26 дней): совершенствуется локомоция, сенсорные функции становятся более тонкими;

5) *ювенильный* (от 26 дней и далее): дальнейшее развитие сенсорных и двигательных функций.

У домовой мыши переходный период (от 9 до 15 дней) — время наиболее сильных изменений в поведении.

Измерение активности. Кэмпбелл и его сотрудники обнаружили интересные особенности развития ряда показателей, связанных с уровнем активности. Кэмпбелл и Мэбри (Campbell, Mabry, 1972)

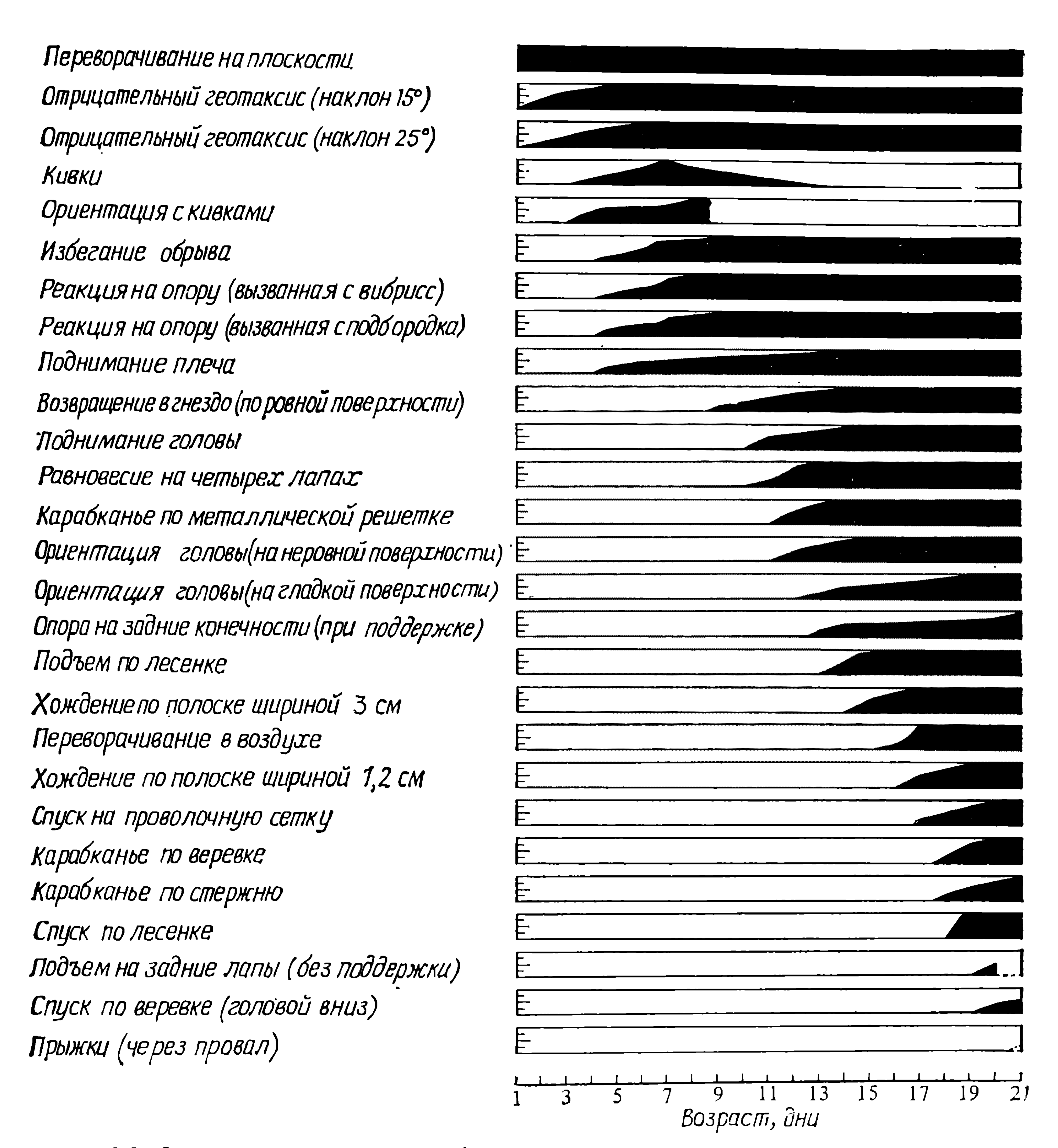


Рис. 8.2. Онтогенез локомоции и рефлексов у крысят.

Каждая диаграмма имеет точки, соответствующие 0,25, 50 и 100%. В большинстве случаев это доля животных, полностью осуществляющих данную реакцию, но в некоторых случаях — частота данной реакции в процентах от асимптотической частоты.

исследовали уровень двигательной активности в клетках-стабилиметрах (клетках, под полом которых смонтированы микродатчики, включающиеся всякий раз, когда животное переходит с одного края клетки на другой) Изменения активности в процессе развития представлены на рис. 8.3. У зрелорождающихся морских свинок

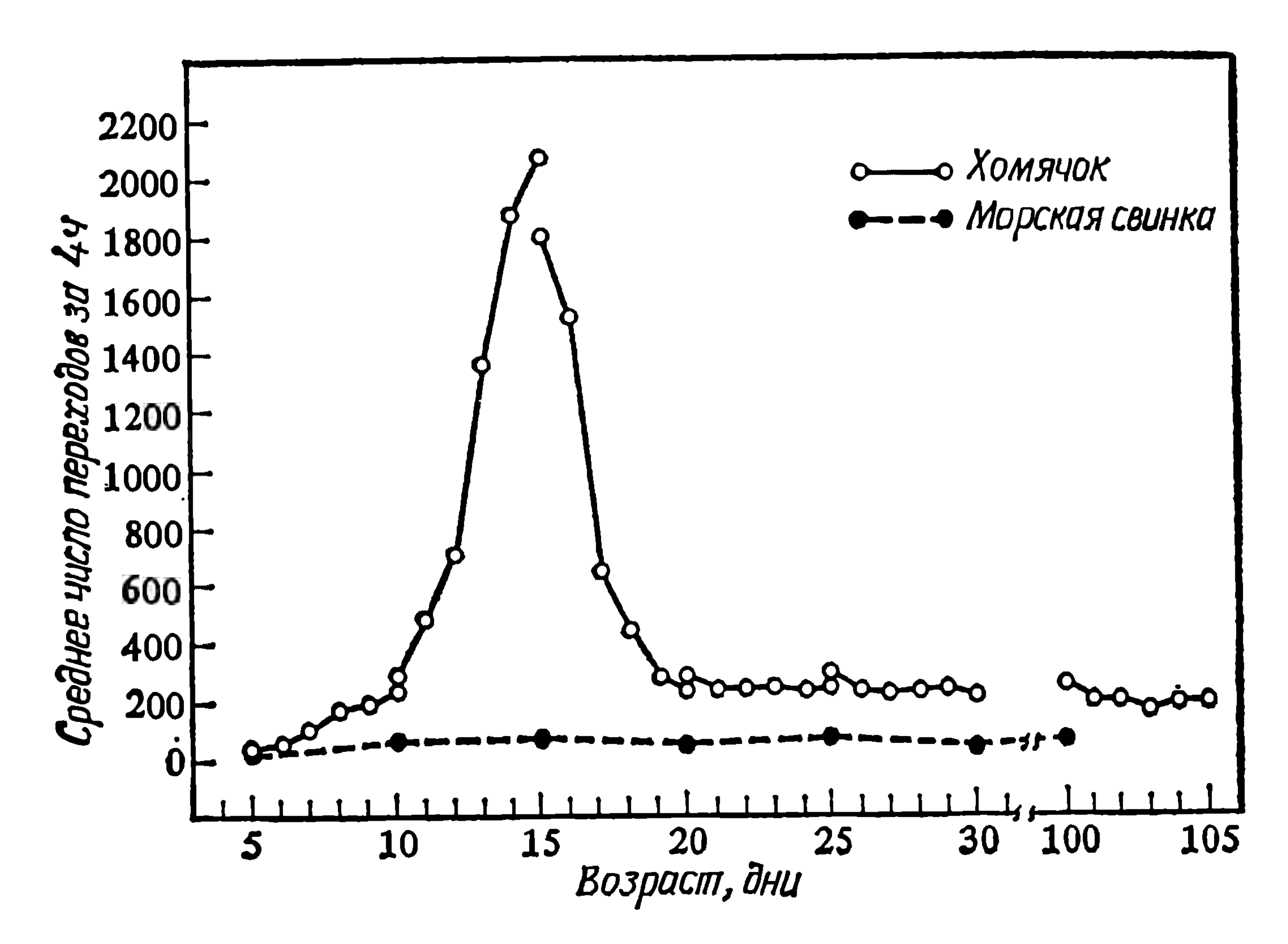


Рис. 8.3. Возрастные изменения среднего числа переходов с одной половины клетки на другую у хомячков и морских свинок. (Campbell, Mabry, 1972.)

эти изменения незначительны. Напротив, у хомячков отмечается резкий пик активности в период между 10 и 20 днями жизни, а затем следует снижение до уровня, характерного для взрослой особи. Сходные результаты были получены для крыс (Moorcroft et al., 1971). Первоначально авторы связывали наблюдаемый пик с особенностями развития мозга — с тем, что возбуждающая система мозгового ствола созревает раньше, чем тормозные центры, находящиеся в переднем мозгу (Campbell, Mabry, 1972). Но поскольку пик активности проявляется только у детенышей, изолированных от матерей и сибсов, возможно, что он в значительной мере обусловлен беспокойством в связи с изоляцией (Randall, Campbell, 1976).

Кэндленд и Кэмпбелл (Candland, Campbell, 1962) исследовали у крыс уровень активности и частоту дефекации в «открытом поле» (см. стр. 75) в возрасте от 20 дней до взрослого состояния. И число посещаемых квадратов, и частота дефекации резко возрастали в период между 30 и 50 днями и оставались на этом уровне до зрелого возраста. В своей обычной клетке животные не проявляли этих изменений. По мнению авторов, полученные данные отражают развитие эмоциональности и пугливости.

Общественное поведение. Очевидно, что одновременно с изменениями индивидуального поведения должны происходить и резкие изменения во взаимодействиях между животными. Наиболее подробно изучены в этом отношении виды семейства собачьих. Скотт и Фуллер (Scott, Fuller, 1965), например, провели длительное исследование развития общественного поведения у собак. Бе-

ков (Bekoff, 1974a) проанализировал развитие совместных игр у разных видов собачьих. Скотт (Scott, 1973) подразделяет развитие поведения у собак на четыре периода:

1) *неонатальный* (от рождения до 2 недель): установление способа питания, присущего новорожденному детенышу;

2) *переходный* (от 2 до 3 недель): переход от процессов сенсорного восприятия, локомоции, научения и общественного поведения, характерных для новорожденного, к взрослому типу этих процессов;

3) *период социализации* (от 3 до 12 недель): формирование первичных взаимосвязей и привязанности к месту;

4) *ювенильный* (от 12 недель и далее): развитие двигательных навыков.

Период социализации (от 3 до 12 недель) особенно важен для щенка, так как именно в это время формируются его ассоциации с другими особями и новыми местами. Если щенка надо перевести в другой дом или в группу его сородичей по виду, то это идеальное время.

ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ ФАКТОРОВ НА ОНТОГЕНЕЗ ПОВЕДЕНИЯ

События, происходящие в окружающей среде в определенные моменты развития, могут иметь огромное значение для последующего поведения. Для разных видов в разные моменты времени могут оказаться важными весьма различные события. Ярким примером средовых влияний может служить явление импринтинга. Много исследований, посвященных роли раннего опыта в развитии поведения, было проведено на млекопитающих. Они будут рассмотрены ниже.

Импринтинг (запечатление)

Поведенческие акты птиц в природе адресуются другим организмам не случайным образом — обычно они направлены на биологически адекватные мишени. В своих вылазках из гнезда в ранний период жизни птенцы выводковых птиц следуют за матерью. По достижении половой зрелости большинство птиц выбирает брачного партнера только среди особей своего вида. Вопрос о природе процессов, обеспечивающих такую избирательность поведения, привлекал большое внимание исследователей.

История вопроса. Ученые нашли много ранних упоминаний о явлениях, подобных импринтингу (например, Kevan, 1976). Из ранних работ наиболее содержательным было исследование Сполдинга (Spalding, 1873), который среди других явлений заметил, что, как только цыплята приобретают способность ходить, они начи-

нают следовать за любым движущимся объектом. Хейнрот расширил наблюдения подобных явлений, исследуя множество разных видов птиц. Интерес к импринтингу больше всего стимулировали работы Конрада Лоренца (Lorenz, 1937a). Этот автор описал многочисленные случаи, когда птицы не спаривались с особями своего вида из-за того, что они были лишены контакта с ними в ранний период жизни. Например, Лоренц выращивал гусей в изоляции от сородичей в течение первой недели жизни и отметил, что такие птицы предпочитают следовать за людьми, а не за другими гусями. Птицы ждали перед парадной дверью дома Лоренца и пытались следовать за людьми, как только те выходили из дома. Лоренц назвал это явление Prägung, что по-немецки означает «впечатывание», а на английский было переведено как imprinting (запечатление).

Лоренц высказал предположение, что импринтинг отличается от истинного ассоциативного научения четырьмя особенностями:

1. Импринтинг приурочен к очень ограниченному периоду жизни птицы — «критическому периоду».

2. Однажды совершившись, процесс запечатления далее *необратим.* Если у птенца произошел импринтинг по отношению к птице другого вида, то позднейший контакт с особями своего вида уже не сможет устранить этот эффект раннего опыта.

3. Импринтинг — уникальный феномен в том отношении, что объект, на который будет направлено поведение, может быть определен задолго до первого осуществления самого поведения. Было, например, показано, что ранний импринтинг, происходящий задолго до наступления половой зрелости, влияет на выбор полового партнера.

4. Лоренц рассматривал импринтинг как форму «супериндивидуального условного рефлекса» в том смысле, что поведение при этом будет направлено не на определенную особь, которую видел птенец, а на целый класс организмов, членом которого была особь, послужившая стимул-объектом.

Здесь следует отметить, что в дальнейшем многие исследователи подвергли сомнению, действительно ли все эти отличия столь существенны.

Начиная с 1937 года импринтинг зарекомендовал себя как увлекательная проблема и для психологов, и для зоологов, которые в попытках понять это явление потратили немало часов и исписали немало страниц. Поскольку в работах по половому импринтингу и по запечатлению привязанности использовались несколько различные методы и получены разные результаты, мы рассмотрим эти работы раздельно.

Запечатление привязанности. Говоря об этом явлении, мы рассмотрим проблемы, связанные с механизмом реакции следования у выводковых птиц. Говоря проще, нас интересует, как молодая птица узнает, за кем она должна следовать.

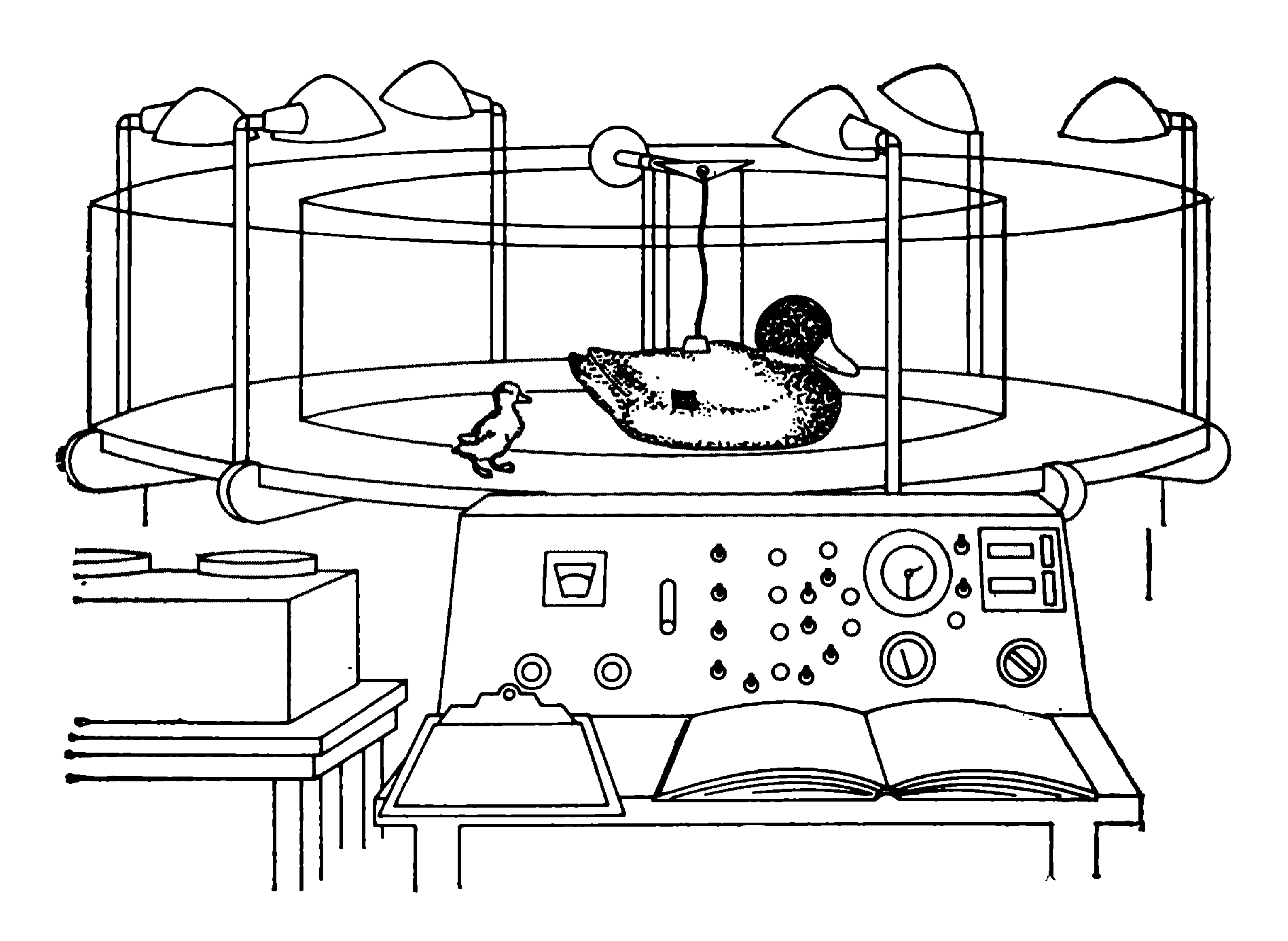


Рис. 8.4. Аппарат для лабораторных опытов по изучению импринтинга. (Hess, 1959.)

Птенец попадает на круговую дорожку и может видеть модель, движущуюся с постоянной скоростью.

Методы. Большая часть исследований по запечатлению привязанности была выполнена в лабораториях, например в лаборатории Экхарда Хесса (Hess, 1959). Основной аппарат Хесса изображен на рис. 8.4. Птенец вылупляется из яйца в темноте, и его содержат изолированно в темном ящике внутри инкубатора вплоть до самого момента опыта. Через автоматическую дверцу птица попадает в аппарат на круговую дорожку диаметром около 1,5 м. В большинстве экспериментов по дорожке с определенной скоростью перемещали чучело селезня (рис. 8.4), зеленую коробочку или красный мяч. В некоторые объекты был вмонтирован динамик, так что они могли издавать звуки. Птенец оставался в аппарате определенное время — на период запечатления. Если соблюдены все условия, он начинает следовать за движущимся объектом. Из аппарата птенца извлекают через дверку в полу. Позже его снова помещают в аппарат на время тестирования. При этом птенцу обычно предъявляют на выбор два объекта: тот, который ему ранее показывали, и какой-нибудь новый. Обычно птенец оказывает предпочтение объекту, который уже экспонировался. С помощью описанного аппарата можно проделывать много различных манипуляций. Рассмотрим результаты некоторых экспериментов.

Стимул-объекты. Мозг птенца не tabula rasa (чистая доска) в том смысле, который придавал этому выражению Джон Локк. Хотя в экспериментах с импринтингом можно успешно применять

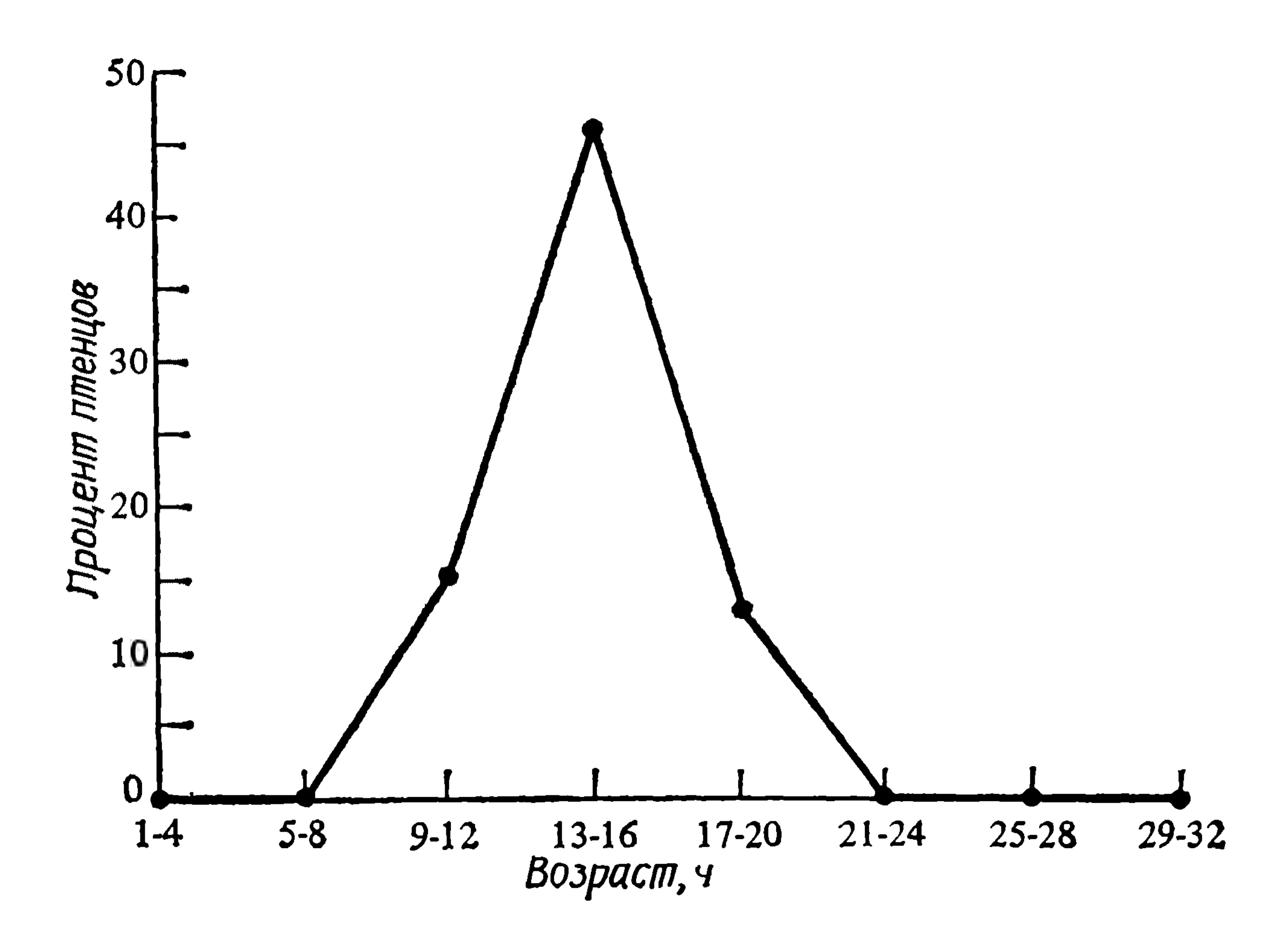


Рис. 8.5. Чувствительный период для импринтинга. (Hess, 1959.)
Представлен процент птиц, обнаруживающих наилучшие показатели запечатления, как функция возраста при первом предъявлении стимул-объекта.

самые различные стимул-объекты, некоторые из них более эффективны, нежели другие (Bateson, 1971; Graves, 1973). Стимулы, более заметные для человеческого глаза, оказываются более эффективными и для импринтинга. Например, Клопфер (Klopfer, 1967) нашел, что запечатление бывает значительно сильнее, когда используется модель, разрисованная в полоску, по сравнению с моделью, выкрашенной белой краской. Оказалось, что птицы, следовавшие в период импринтинга за белой моделью, в период тестирования предпочитали ей полосатую. Таким образом, хотя вообще птицы предпочитают следовать за объектами, на которые у них произошел импринтинг, мощные зрительные раздражители могут перекрывать эффект раннего опыта.

Чувствительный период. В представлениях Лоренца об импринтинге важнейшую роль играл «критический период». В целом экспериментальные данные подтверждали, что наиболее эффективное запечатление происходит во время четко ограниченной фазы развития организма. На рис. 8.5 представлены результаты, полученные Хессом. У утят готовность к импринтингу достигает максимума в период от 13 до 16 часов жизни. Воздействие стимул-объектов в более ранние и более поздние сроки неэффективно.

Под «критическим периодом» обычно понимают тот период онтогенеза, когда определенная система наиболее подвержена модификации. Вероятно, в такие периоды происходит наиболее быстрое созревание механизмов, необходимых для данной реакции. Концепция критического периода вызвала много споров. Фактически все исследователи согласны в том, что запечатление, напри-

мер, не происходит одинаково хорошо на всех стадиях жизни. Однако некоторые авторы утверждают, что изменения в чувствительности происходят несколько более плавно, чем можно было бы ожидать, исходя из концепции критического периода или из данных, представленных на рис. 8.4. Кроме того, оказалось, что для ряда поведенческих систем можно изменять временны́е характеристики «критического периода». Например, на период чувствительности к импринтингу могут влиять условия выращивания (Bateson, 1971). В связи с этим многие исследователи стали называть этот период не «критическим», а «чувствительным», чтобы не создавать представления о внезапности и жесткой фиксированности происходящих изменений. Этот менее спорный термин мы и будем использовать. Однако это не должно умалять значение концепции об ограниченном периоде максимальной готовности к импринтингу.

Запечатленные объекты как подкрепляющие стимулы. Показано, что объекты, на кото́рые произошел импринтинг, служат для молодых птиц эффективными подкрепляющими стимулами. Если предъявлять такой объект после какой-либо произвольно выбранной реакции, птицы могут обучиться этой реакции. Например, Хофман и др. (Hoffman et al., 1966) нашли, что цыплята клюют рычаг, если эта реакция ведет к появлению перед ними запечатленного объекта — пластиковой молочной бутылки.

Процессы, лежащие в основе импринтинга. Вопрос о природе механизмов, лежащих в основе импринтинга, привлекал большое внимание и вызывал много споров. Недостаток места́ не позволяет нам рассмотреть этот вопрос подробно. Ражецкий (Rajecki, 1973) приводит шесть разных точек зрения относительно механизмов импринтинга: это интерпретации с точки зрения контекстуальной, этологической, условно-рефлекторной, эпигенетической и информационной концепций, а также концепции нейронных цепей.

Обратимость. Так же как и чувствительный период, свойство необратимости играло важнейшую роль в концепции импринтинга, предложенной Лоренцем. Поскольку содержать большое число животных в течение долгого времени довольно дорого, обратимость запечатления привязанности была предметом лишь немногих длительных исследований. Видимо, она варьирует в зависимости от природы раздражителя и условий импринтинга. В большинстве случаев запечатление привязанности, изучаемое в лабораторных условиях, оказывается легко обратимым. Например, Хесс (Hess, 1972) показывал маленьким утятам людей в течение 20 часов непрерывно. Утята следовали за людьми всюду. Однако они стали следовать за живой уткой-кряквой, после того как ее показывали им в течение полутора часов в более позднем возрасте. «Чисто лабораторный импринтинг обратим», — заключает автор (Hess, 1972, p. 25). И наоборот, Хесс не смог изменить импринтинг, который произошел у утят на их собственную мать-

утку, которую они видели в течение 16 часов сразу после вылупления.

Межвидовые различия. Следует отметить, что разные виды в сходных ситуациях реагируют по-разному. Хотя очевидно, что у домашних цыплят и у утят кряквы закономерности импринтинга могут быть различными, игнорирование таких различий было причиной некоторой путаницы в литературе по импринтингу.

Роль слуховых стимулов. Уже давно известно, что комбинированное воздействие зрительных и слуховых раздражителей при импринтинге более эффективно, чем действие одних только зрительных стимулов. Готлиб (Gottlieb, 1973) сообщил о серии экспериментов, направленных на выяснение относительной важности тех и других раздражителей. Он исследовал птиц, которые вылуплялись и далее выращивались в условиях, когда только слышали, но не видели своих сибсов и никогда не видели взрослых особей и не слышали издаваемых ими звуков. Маленькие утята трех видов с готовностью следовали за моделью, похожей на утку-мать соответствующего вида, издававшей такие же звуки, как эта утка. Однако подмена зрительных компонентов такого стимул-объекта зрительным образом, характерным для другого вида, на реакцию следования почти не влияла. Напротив, изменение звукового сигнала существенно ослабляло реакцию следования. Птицы, никогда не слышавшие материнского зова, избирательно реагировали на крики особей своего вида. Например, птенцы пекинской утки вначале следовали за одной из двух идентичных моделей матери, а затем, когда звуковые сигналы, издаваемые «матерями», менялись местами, утята либо изменяли предпочтение, либо просто переставали следовать за первой моделью. Эти наблюдения позволяют предполагать, что в ранний период жизни утят слуховая избирательность может быть первичной детерминантой реакции следования. Маленькие утята «попадают в ситуацию импринтинга уже „настроенными" на определенные аудиометрические характеристики материнского призывного сигнала своего вида» (Gottlieb, 1973, р. 371).

Хесс показал, что между матерью-уткой и эмбрионом непосредственно перед вылуплением протекают настоящие диалоги. Хесс предполагает также, что таким путем молодые птенцы могут усвоить определенные звуковые характеристики сигналов именно их матери и таким образом окажутся способными отличать ее сигнал от сигналов птиц других видов.

Половой импринтинг. Говоря о «половом импринтинге», мы имеем в виду процесс, в результате которого данное животное начинает адресовать свое половое поведение одним особям, а не другим. Проще говоря, птица должна определить, с кем ей надлежит спариваться. Часто предполагают, что половой импринтинг и запечатление привязанности происходят в результате одного и того же процесса в те же самые сроки. Однако дело, видимо, не

всегда обстоит так. Иногда эти два процесса могут быть разделены.

Методы. Методы исследования полового импринтинга отличаются от тех, которые используют в случае запечатления привязанности. Обычно длительность экспозиции объекта в исследованиях по половому импринтингу значительно больше. Исследуя *внутривидовой* половой импринтинг, птицу выращивают с особями того же вида, но отличающимися по окраске (например, белыми). Такие эксперименты проводились с разными видами птиц — с утками, голубями, вьюрками. При изучении *межвидового* импринтинга птиц выращивают с особями других видов. Такие работы были проделаны с различными представителями утиных, куриных и воробьиных. Следует отметить, что здесь можно использовать птиц как выводковых, так и птенцовых видов. Особую категорию составляют эксперименты, в которых объектом запечатления служит человек. Хотя некоторые из подобных данных можно считать всего лишь анекдотическими, в настоящее время половой импринтинг на человека у выращенных в неволе птиц описан у 25 видов (Immelmann, 1972).

При изучении полового импринтинга пробу на предпочтение полового партнера проводят в зрелом возрасте. Некоторые исследователи для ускорения полового созревания вводили птицам гормоны, однако такие процедуры могут исказить нормальный ход процессов развития.

Стимул-объекты. Успешность полового импринтинга сильно варьирует в зависимости от использованного объекта. В некоторых работах, например, импринтинг на человека оказывается несколько более слабым, чем на особей другого вида, более похожих на птиц данного вида и поведением, и внешностью. Исследования по половому импринтингу на неодушевленные предметы, кажется, почти не проводились.

Межвидовые различия. У разных видов относительная роль врожденных перцептивных образов и научения в феномене импринтинга весьма различна (Lorenz, 1937a, p. 268). Способность к запечатлению может варьировать внутри вида в зависимости от пола.

Чувствительные периоды. Чувствительные периоды для полового импринтинга, по-видимому, менее жестко ограничены во времени и часто приходятся на несколько более поздний период жизни, чем периоды для запечатления привязанности. В большинстве исследований, в которых был обнаружен сильно выраженный половой импринтинг, экспозиция была сравнительно долгой. Половой импринтинг может происходить в совершенно иной период, нежели запечатление привязанности. По данным Иммельмана (Immelman, 1972), у серого гуся чувствительный период начинается около 50-дневного возраста и кончается примерно к 140-му дню, а у крякв, видимо, начинается между 5 и 19 днями жизни

и длится несколько недель. Клингхаммер (Klinghammer, 1967) отмечает, что у галок, зебровых амадин и дубоносов половой импринтинг происходит относительно рано в гнездовой период, а у снегирей, ворон и воронов окончательный выбор полового партнера определяется перед достижением половой зрелости. У горлиц и других голубей на выбор полового партнера можно влиять еще долго после того, как молодые птицы становятся независимыми от родителей.

Обратимость. Хорошо известно, что птицы, у которых произошел импринтинг на особей другого вида, могут спариваться *также* и с партнерами своего вида, если тестирование производится каждый раз только с одним из этих видов. Если же птице предоставить выбор, она часто проявляет предпочтение, которое, видимо, вполне устойчиво. Например, Шейн (Schein, 1963) исследовал трех индюков, которые в течение первых 32 дней жизни росли в изоляции от своего вида, а в возрасте 5 лет тестировались на предпочтение полового партнера. Птицы «ухаживали» за человеком в присутствии людей и особями своего вида, когда находились только с ними. В ситуации выбора они ухаживали только за людьми. Хотя в зависимости от длительности контакта, природы стимул-объекта и изучаемого вида результаты бывают разными, половой импринтинг все же оказывается достаточно устойчивым.

Импринтинг у птиц. Обобщение. Литературу по импринтингу следовало бы рассмотреть подробнее. Это процесс очень сложный. Некоторые авторы склонны проводить аналогию между импринтингом у птиц и явлениями научения в раннем возрасте у других видов, в особенности у детей. При проведении таких аналогий запечатление у птиц обычно рассматривается как процесс, протекающий в пределах жестких сроков критического периода в раннем возрасте, совершающийся практически мгновенно наподобие «впечатывания» и совершенно необратимый. На самом же деле в зависимости от вида птиц, от стимул-объектов, типа изучаемого импринтинга и многих других факторов при запечатлении обнаруживаются совершенно различные функциональные особенности. При этом можно продемонстрировать полную гамму явлений, начиная от отсутствия предпочтения запечатленного объекта до аномального полового импринтинга, эффект которого сохраняется всю жизнь. Как в случае почти всякого хорошо изученного поведенческого феномена, детерминанты оказываются сложными. Поспешное распространение выводов на другие виды и другие ситуации было бы здесь неоправданным.

Импринтинг у млекопитающих. Явления, очень сходные с запечатлением привязанности у птиц, продемонстрированы у некоторых зрелорождающихся млекопитающих. Например, Слакин (Sluckin, 1968) смог показать, что у морских свинок обнаруживается дифференциальное предпочтение кубика, окрашенного в

белый и черный цвета, по сравнению с теннисным мячом в зависимости от того, какой из этих предметов предъявлялся им в раннем возрасте.

Клопфер (Klopfer, 1971) исследовал другой феномен — «материнское запечатление». Козы-матери избирательно реагируют на своих собственных детенышей, предпочитая их детенышам других самок. Все 15 коз, у которых детенышей отобрали сразу после родов, отказывались принять козлят, когда их возвращали спустя 1—3 часа. Напротив, 14 из 15 матерей, которым в сходном опыте был предоставлен пятиминутный период контакта с детенышами, козлят приняли. По-видимому, материнское запечатление — процесс очень быстрый.

Влияние раннего опыта у млекопитающих

В последнюю четверть века мы были свидетелями настоящего взрыва исследований по влиянию раннего опыта на последующее поведение млекопитающих. Целая армия психологов, работающих в области экспериментальной и сравнительной психологии, а также психологии развития, произвела на свет буквально сотни оригинальных и обзорных статей на эту тему. Стимулом для этого служили интересные данные об импринтинге у птиц, некоторые приложения теории Фрейда, а также очевидная важность сведений о влиянии условий воспитания в раннем возрасте на поведение взрослого человека. В этих работах использовались самые различные виды животных и типы экспериментальных воздействий. Поскольку на нескольких страницах невозможно дать полный обзор таких исследований, мы попытаемся лишь дать о них общее представление. Мы рассмотрим данные о влиянии некоторых воздействий на животное в пренатальном периоде, обогащения среды в раннем возрасте и депривации в этот же период.

Пренатальные воздействия. Чтобы исследовать влияние пренатальных факторов, беременную самку обычно подвергают действию того или иного стресса. Во многих случаях это приводило к стойким изменениям в поведении потомства. Наиболее распространенная гипотеза относительно механизмов такого эффекта состоит в предположении, что агенты, вызывающие стресс, изменяют гормональную среду организма самки, а это влияет на плод таким образом, что последствия проявляются на более позднем этапе жизни.

Томпсон (Thompson, 1957) воздействовал на группу самок сочетанием звонка и электрического удара. Они научились избегать удара, перебегая на безопасную половину челночной камеры при звуке звонка. Во время беременности самок три раза в день подвергали действию звонка, но не давали ни тока, ни возможности осуществить реакцию избегания. Для исключения возможных пост-

натальных влияний потомство воспитывалось другими самками. Оказалось, что пренатальный стресс матери снижает уровень активности и удлиняет латентный период ее начала в тесте с «открытым полем»; удлиняется и латентный период выхода из обычной клетки для побежки за пищей после 24-часового голодания. Эти изменения были истолкованы как результат повышенной «эмоциональности» потомства тех матерей, которые были подвергнуты стрессу

Как и во многих других случаях, гены и внешняя среда здесь взаимодействуют, формируя определенный результат эксперимента Де Фриз, Вейр и Хегман (DeFries, Weir, Hegmann, 1967) показали, что влияние физического или химического стресса, которому подвергали беременных мышей-самок, на поведение их потомства в тесте открытого поля зависит от линии отца, линии матери и типа стрессорного воздействия

Уорд (Ward, 1972) нашел, что стресс матерей в пренатальный период снижает у крыс-самцов копулятивную активность и способствует проявлению у них реакции лордоза, характерной для самок.

Раннее обогащение среды. Огромное большинство работ по влиянию раннего опыта у млекопитающих касалось последствий обогащения среды в раннем возрасте. В лабораториях грызунов чаще всего содержат в относительно небольших стерильных металлических клетках. Под «обогащением» среды мы понимаем введение каких-либо факторов, дополняющих или усложняющих обычную среду в условиях лаборатории. Литература по этому вопросу очень сложна, так как почти всем опытам, в которых обнаруживается тот или иной эффект, можно противопоставить другие опыты, в которых сходное воздействие этого эффекта не дает или даже вызывает противоположное изменение.

Это обусловлено несколькими причинами Основная трудность связана с большим числом переменных, которые могут влиять на поведение в более позднем возрасте, и с тем, что в разных экспериментах было использовано значительное число различных параметров В обзоре ранних исследований по этому вопросу Кинг (King, 1958) отметил, что получаемые результаты зависели от возраста в период экспериментального воздействия, длительности этого периода, характера и интенсивности воздействия, возраста при тестировании и типа теста. У разных видов животных (обычно лабораторных крыс и домовых мышей) часто обнаруживался разный характер влияний. Нас не удивит, что и в пределах одного вида существует множество взаимодействий между генотипом и средой (Henderson, 1968a) Все это означает, что здесь трудно делать широкие обобщения Мы должны учитывать все существенные факторы Как мы уже видели в главе 7 при рассмотрении наследственности и психологических законов, природа организмов составляет важную часть всех законов. Эти сложности следует

рассматривать скорее как интереснейшую проблему для дальнейшего изучения, а не как помеху в работе (Henderson, 1968a). Рассмотрим несколько важнейших факторов и некоторые результаты исследований в этой области.

Экспериментальные воздействия. Во многих экспериментах ранние воздействия кажутся очень слабыми. Можно в первые несколько дней жизни просто ежедневно забирать детеныша у матери и помещать его на несколько минут в жестяную банку. В других опытах на детеныша можно или воздействовать током, или систематически брать в руки и «ласкать», или делать что-нибудь еще во время изоляции от матери (рентгеновское облучение, введение веществ, вызывающих судороги, и т. п.). Разнообразные раздражители можно предъявлять, не забирая детеныша от матери. Чаще всего изучали влияние температурного стресса, но применялись также слуховой и другие типы стрессов. После прекращения вскармливания молоком детенышей можно выращивать в самых разнообразных условиях различной сложности.

Влияние обогащения среды в раннем возрасте. Было описано множество эффектов, вызываемых обогащением окружающей среды в раннем возрасте. Мы рассмотрим пять наиболее часто наблюдаемых явлений: 1) ускорение роста и развития; 2) ослабление эмоциональной реактивности; 3) улучшение результатов в задаче с научением; 4) более адекватные реакции организма на стресс; 5) изменения в развитии нервной системы (см. Daly, 1973).

Часто оказывалось, что взятие детенышей в руки, удары тока и другие процедуры, проводимые в раннем возрасте, вызывают увеличение веса детенышей к моменту прекращения материнского вскармливания (см., например, Denenberg, Karas, 1961; Levine, Otis, 1958). Однако во многих работах таких эффектов получено не было (см. Daly, 1973).

Сообщалось, что взятие в руки (handling) в раннем возрасте или удары тока влияют на «эмоциональность». Об изменениях в эмоциональности часто судят по поведению животных в «открытом поле». Хотя интерпретации, связанные с понятием эмоциональности, очень спорны, остается верным то, что, по многочисленным данным, в результате обогащения ранней среды происходят изменения частоты дефекации в открытом поле, уровне активности в том же тесте или обоих показателей (см., например, Denenberg, Smith, 1963, Denenberg et al., 1962). Удары тока или взятие в руки в раннем возрасте приводят к сходным изменениям. Оба этих воздействия обычно либо повышают активность, либо снижают частоту дефекации, либо вызывают и тот и другой эффект.

Было неоднократно показано, что обогащение среды улучшает обучение целому ряду задач, особенно связанных с избеганием (см., например, Levine, 1956). Причина этого не всегда понятна. Возможно, что влияние обогащения внешней среды в период материнского вскармливания на научение вторична по отношению

к другим изменениям, таким, как, например, изменения эмоциональных реакций в аппарате для тестирования.

Ряд работ показал, что после взятия в руки в раннем возрасте у крыс наблюдаются более адекватные реакции на стресс по сравнению с контрольными животными. Например, при помещении в новую обстановку они реагируют умеренным выбросом кортикостероидов, хотя в ситуациях с физической угрозой у них возникает более интенсивная реакция надпочечников, чем у контрольных животных (Levine, Mullins, 1966).

Воздействия в раннем возрасте могут влиять на биохимию и анатомию мозга. Тэпп и Марковиц (Tapp, Markowitz, 1963) сравнивали мозг крыс, подвергавшихся стимуляции, и крыс, которых в первые десять дней жизни никаким воздействиям не подвергали. У животных, которых брали в руки, вес подкорковых отделов мозга был больше, а уровень ацетилхолина в этих отделах — ниже. У крыс, выращенных в усложненной среде, отмечалось изменение ряда мозговых показателей, в том числе увеличение веса коры, повышение активности ацетилхолинэстеразы, увеличение толщины коры и более сильное ветвление дендритов нервных клеток (Rosenzweig et al., 1968; Greenough, 1975).

Влияние времени воздействия. Почти все, кто изучает эффекты раннего опыта, согласны в том, что большое влияние на результаты оказывает время, когда производилось данное воздействие. Многие из эффектов взятия в руки проявляются после осуществления этой процедуры в первые дни жизни, но не проявляются, если такому воздействию животных подвергают позднее. Обогащение внешней среды в пре- и постнатальный периоды может по-разному влиять как на биохимию и анатомию мозга, так и на поведение. Хотя ясно, что возраст — важная переменная и что первые 5 дней жизни — это у мышей и крыс период особенно высокой чувствительности ко многим воздействиям, некоторые эффекты были обнаружены и при стимуляции в более поздние сроки. Поэтому Дененберг (Denenberg, 1968) пришел к выводу, что для эффектов обогащения внешней среды в раннем возрасте истинного критического периода не существует. Можно определить лишь период максимальной чувствительности к качеству и количеству стимуляции, к зависимым от нее переменным и другим подобным факторам.

Механизмы, лежащие в основе эффектов обогащения среды. Относительно этих механизмов было выдвинуто множество предположений (Russel, 1971; Daly, 1973). Мы рассмотрим три гипотетических фактора: 1) изменения температуры, 2) изменения поведения матери и 3) стресс в раннем возрасте.

Согласно «гипотермической» гипотезе, как ее формулировал Шефер (Schaefer, 1968), влияние раннего опыта обусловлено изменением температуры. Когда животное вынимают из гнезда и берут в руки, температура его тела изменяется. Для более поздних

эффектов это изменение температуры может быть более важным, чем прямое влияние на нервную систему. Сходные эффекты были получены, когда животных подвергали только холодовому стрессу (см. Schaefer, 1968). Шефер считает, что нервная система новорожденного детеныша не настолько развита, чтобы реагировать на какое-либо прямое воздействие ранней стимуляции, и это делает роль температуры весьма правдоподобной.

Второе объяснение состоит в том, что эффект раннего обогащения среды — результат изменений в поведении матери. Взятие в руки детенышей вызывает изменение в материнском поведении самки, в частности усиленное вылизывание детенышей (Priestnall, 1973; Lee, Williams, 1974). Животные, подвергающиеся многим воздействиям, издают особенно интенсивные ультразвуки, которые привлекают повышенное внимание матери. Таким образом, изменения в поведении могут быть в большей мере обусловлены усиленным вниманием со стороны матери, чем прямым воздействием на детеныша (Richards, 1966; Barnett, Walker, 1974; Thoman, Levin, 1970).

Третья точка зрения исходит из наблюдений, касающихся стресса. Мы уже отмечали, что животные, которых в раннем возрасте брали в руки, более «адекватно» реагируют на умеренный и сильный стресс, нежели контрольные особи. Регуляция уровня гормонов осуществляется, по-видимому, с помощью отрицательной обратной связи через гипоталамус и гипофиз (см. гл. 12). При повышении уровня гормонов активность центров, управляющих секрецией гормонов, снижается. Эта система отрицательных обратных связей, напоминающая термостат, регулирующий температуру воздуха в помещении, была названа «гормоностатом» (Levine, Mullins, 1966). Предполагается, что в результате повышения активности надпочечников, вызванного стимуляцией в раннем возрасте, какие-то характеристики гормоностата изменяются так, что у взрослого животного он действует более эффективно.

Эти три гипотезы, а также другие объяснения эффектов раннего опыта не исключают друг друга. В определенных случаях могут действовать все эти факторы, играя различную относительную роль в зависимости от ситуации.

Влияние, осуществляемое через мать. Мы уже видели, что воздействие на детенышей влияет на поведение матери и что изменения материнского поведения могут служить важным посредником в механизме многих эффектов от обогащения внешней среды в раннем возрасте. Следующий вопрос касается возможных изменений в поведении детенышей, связанных с теми воздействиями, которые претерпевали их матери, когда в свою очередь были детенышами. Дененберг и Уимби (Denenberg, Whimbey, 1963) показали, что потомство матерей, которых брали в раннем возрасте в руки, отличалось от потомства контрольных животных и по весу тела к концу материнского вскармливания, и по показателям «от-

крытого поля». Дененберг и Розенберг (Denenberg, Rosenberg, 1967) сделали еще один шаг дальше и показали, что такое воздействие на крыс-самок влияет на активность и вес тела при отъеме от матери у их внуков. Суммарный эффект определялся взаимодействием ряда переменных.

Интерпретация. Все согласны в том, что обогащение внешней среды в раннем возрасте глубоко влияет на поведение взрослого животного. Относительно природы переменных, вызывающих такие изменения, тоже нет больших разногласий. Однако эти переменные, по-видимому, взаимодействуют в различных условиях по-разному, и это приводит к невероятному разнообразию конкретных результатов и порождает много споров относительно их интерпретации.

Нужно сделать еще одно предостережение. Обычно принято считать влияние раннего опыта «благоприятным», а условия содержания в лаборатории — «обедненными». Как подчеркнул Дэйли (Daly, 1973), такие обобщения следует делать с большой осторожностью. Мы не можем уверенно сопоставлять условия большинства лабораторных тестов с факторами, существенными для выживания и успешного размножения животных в их природной среде. Поэтому трудно что-либо заключить о том, чтó окажется благоприятным для них в естественных условиях. Такая же осторожность нужна при оценке условий содержания животных в лаборатории. Большинство грызунов живет в норах. Эти норы устроены так, что колебания температуры в обычных лабораторных условиях могут быть значительно большими, чем в норе. Весьма вероятно, что лабораторная клетка создает для детенышей-сосунков *более* стимулирующее сенсорное окружение, чем нора. Дэйли (Daly, 1973, р. 435) предполагает даже, что «условия содержания в лаборатории оказываются для очень маленьких детенышей чрезмерно стимулирующими».

Обеднение среды (условия депривации). Очевидным дополнением к экспериментам с обогащением внешней среды служат опыты с ее обеднением. В типичном случае детенышей выращивают в условиях, когда они либо изолированы от особей своего вида, либо лишены каких-либо раздражителей. Многие из таких исследований были специально посвящены изучению онтогенеза перцептивных систем и будут обсуждаться в главе 10; здесь же мы рассмотрим влияние обедненной среды на эмоциональность и на общественное и репродуктивное поведение.

Собаки. Томпсон и Херон (Thompson, Heron, 1954) нашли, что шотландские терьеры, выращенные в условиях с рядом ограничений, решали задачи хуже, чем собаки, выросшие в домашних условиях. Мельцак (Melzak, 1968) суммировал результаты нескольких исследований, в которых собак выращивали в условиях с резко ограниченным сенсорным входом. После снятия этих ограничений такие собаки обнаруживали: 1) чрезвычайно высокий

уровень активности, 2) аномальное восприятие зрительных, слуховых, обонятельных и болевых стимулов и 3) трудности в торможении неадекватных реакций. Например, они с трудом научались тормозить реакцию приближения к зажженной спичке.

Как показал Фуллер (Fuller, 1967), изоляция в раннем возрасте сходным образом влияет на поведение животных во взрослом состоянии. Он предложил три альтернативных объяснения этих эффектов. Первое было связано с представлением о том, что внешние стимулы необходимы для развития нормальной организации нервной системы; тогда аномальное поведение — это результат недостаточного созревания нервной системы, для которого нужны индуцирующие сенсорные воздействия. Второе объяснение может состоять в том, что нервная система при рождении уже организована, но из-за отсутствия сенсорного входа претерпевает своего рода дегенерацию. В качестве третьей альтернативы Фуллер предположил, что, когда содержавшееся в изоляции животное впервые попадает в нормальную обстановку, воздействие неожиданного потока сенсорной информации может само по себе вызывать аномальное поведение. С этой точки зрения влияние сенсорной депривации связано не столько с нею самой, сколько с резким переходом от обедненной среды к нормальной. Фуллер показал, что ежедневного 10-минутного пребывания собаки в нормальных условиях в течение двух недель оказалось достаточно, чтобы устранить многие из эффектов депривации. Особое обращение с животными и применение транквилизаторов во время выхода из условий депривации оказывали действие, противоположное эффекту депривации.

Макаки-резусы. После работ по импринтингу наиболее известными экспериментами с изменением раннего опыта, по-видимому, являются работы Гарри Ф. Харлоу и его сотрудников на макаках-резусах (например, Harlow, 1962, 1971; Harlow, Harlow, Suomi, 1971, Mason, 1960). Эти исследователи выращивали обезьян в условиях разной степени депривации. Многие были выращены в полной изоляции от других особей. В таких опытах использовали модельных «матерей», покрытых плюшем. Такие «матери» были необходимы многим детенышам как предмет, к которому можно было прижиматься и проявлять другие реакции, выражающие привязанность и в норме адресованные матери. Когда, однако, выращенные в условиях депривации обезьяны достигали зрелости, у них обнаруживались сильные нарушения репродуктивного поведения. Некоторые обезьяны не только отказывались спариваться, но и в более раннем возрасте обнаруживали склонность к аномальным манипуляциям с ротовой полостью, сжимали руками собственное тело, раскачивались, обнаруживали «апатию и безразличие к внешней стимуляции» (Harlow, Harlow, Suomi, 1971, p. 543). С большим трудом удалось добиться спаривания нескольких самок. Оказалось, что эти «матери без матерей» совершенно

не способны выполнять свои функции: они игнорировали детенышей, жевали их ладони и ступни, бросали их лицом на пол. Если выросшую в изоляции обезьяну помещали с нормальными сверстниками, она навлекала на себя сильные проявления агрессии. Однако контакт с обезьянами более молодого возраста оказывал «лечебное» действие.

Грызуны. В опытах с ранней депривацией, проводимых на грызунах, изучали главным образом последующее репродуктивное поведение. Хотя ранние исследования как будто говорили о другом, нам теперь ясно, что у выращенных в изоляции крыс и морских свинок обнаруживаются нарушения в акте спаривания (Valenstein et al., 1955; Gerall, Ward, Gerall, 1967; Gruendel, Arnold, 1969). Обычно у них наблюдаются аномальные движения и отсутствие правильно ориентированной садки, так что копуляция оказывается неэффективной. Хотя у выращенных в изоляции самок не было видимых дефектов в материнском поведении, у их потомства обнаруживалась повышенная смертность, а также задержка в сроках открывания глаз по сравнению с потомством нормальных самок (Thoman, Arnold, 1968).

КРАТКИЕ ВЫВОДЫ

Онтогенетические изменения поведения можно проследить в течение всей жизни животного. В эмбриональном развитии появлению вызванных движений предшествует спонтанная подвижность. Постнатальное созревание связано с более медленными и постепенными изменениями в разнообразных формах поведения, включая сон, рефлексы, двигательную активность и общественное поведение.

Импринтинг в форме «запечатления привязанности» могут вызывать весьма различные стимул-объекты, и он наиболее эффективен в довольно короткий чувствительный период. Эффект запечатления привязанности, по-видимому, обратим и может быть снят в результате предпочтения определенных звуковых сигналов, которое, видимо, бывает врожденным. Для полового импринтинга чувствительный период более длителен и наступает позднее, но этот вид импринтинга во многих случаях не так легко обратим.

Обогащение среды и депривация в раннем возрасте сильно сказываются на поведении животных в более позднем возрасте. Специфические эффекты, получаемые при ранних средовых воздействиях, варьируют в зависимости от таких переменных, как возраст во время воздействия и во время тестирования, характер воздействия и природа зависимой переменной.

Глава 9

НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ И СРЕДА

Рассмотрев влияние генетических и средовых факторов на развитие поведения, мы теперь можем перейти к обсуждению одной из самых долговечных проблем науки о поведении — проблемы «природных задатков и влияния воспитания» (nature and nurture). В широком смысле эта проблема касается относительной роли генов и внешней среды в развитии поведения; в частности же споры были сосредоточены на вопросе о развитии и эволюции в сильной степени стереотипных и видоспецифических форм поведения. Можно ли поставить вопрос: приобретенное это поведение или врожденное? Можно ли назвать какие-то поведенческие акты врожденными?

Нам часто приходится читать о том, что проблема «наследственность или среда» — это псевдопроблема, разрешение которой в настоящее время очевидно: все поведение есть результат действия как генов, так и внешней среды. Большинство исследователей, несомненно, согласились бы с тем, что в процессе развития поведения происходит взаимодействие генов и средовых факторов. Но если мы пойдем дальше этих простых утверждений, то мы все еще обнаружим расхождение во взглядах. К тому же, хотя многие исследователи и «знают», как разрешается проблема, далеко не все понимают, какие выводы следуют из подобного «разрешения». Достаточно понаблюдать реакцию широкой публики на книги, в которых высказывается предположение о генетической детерминации некоторых элементов нашего собственного поведения, чтобы понять важность этой проблемы в глазах общества. Что бы мы ни говорили, вопрос о наследственности и среде по-прежнему стоит перед нами и, вероятно, еще некоторое время будет стоять.

С интересующей нас проблемой трудно иметь дело по нескольким причинам. Во-первых, работы на эту тему бывают часто сложны и узкоспециальны. Простой замены одного слова другим в предложении, которое в остальном совершенно безобидно, может быть достаточно, чтобы вызвать эмоциональные нападки многих исследователей. Во-вторых, позиции разных ученых с течением времени изменяются. Если, например, мы будем говорить о «точке зрения Лоренца» по этому вопросу, останется неясным, имеем ли мы в виду взгляды Лоренца в 1937 или в 1965 году: они различаются существенным образом. К счастью, сами мнения ученых относительно проблемы «наследственность и среда», по-видимому,

не являются полностью врожденными — они претерпевают модификации под влиянием опыта. Третий источник трудностей — то, что обсуждение часто не остается на уровне анализа концепций, а переходит на личности и «школы». Нам хотелось бы видеть в ученом бесстрастного и объективного наблюдателя. Однако факт остается фактом: это живой человек, чувства которого можно задеть. Обмен статьями между Лерманом (Lehrman, 1953, 1970) и Лоренцем (Lorenz, 1965) может служить тому примером. И наконец, самая важная причина трудностей состоит в том, что разные исследователи пытаются отвечать на разные вопросы. В первой главе мы уже говорили о том, как много путаницы может возникнуть, если ученые, заинтересованные в разрешении вопросов определенного типа (например, о ближайших причинах), критикуют других за то, что те не дают ответов на эти вопросы, хотя эти другие исследователи пытаются отвечать на вопросы совсем иного типа (например, относительно эволюции). Нигде эта трудность не выступает столь очевидно, как при рассмотрении роли наследственности и среды (Lehrman, 1970). Если одних интересует в первую очередь поразительная адаптивность поведения, а других — сложный ход его развития, то первые и вторые часто расходятся во взглядах по нашему основному вопросу, тогда как истинное различие между ними заключается в том, что эти люди занимаются разными вещами в попытках ответить на разные вопросы.

Сначала мы рассмотрим дискуссию о роли природных задатков и воспитания в исторической перспективе. Такая перспектива нужна, чтобы понять истоки разногласий и характер того частичного решения проблемы, которое было найдено. После этого мы познакомимся с развитием некоторых поведенческих актов, особенно наглядно иллюстрирующих действие и взаимодействие генов и среды в процессе развития поведения.

РАННЯЯ ИСТОРИЯ

«Моя задача — дать отчет о «четырехсотлетней войне», которая еще не закончилась . Главным предметом спора было то, имеет ли человек статус полубога, стоящего ближе к духовным, нежели к телесным существам... Однако значительная часть борьбы происходила на двух флангах: слева отстаивали свою позицию те, кто вообще отрицал существование инстинктов — даже у животных, справа — те, кто считал, что многие специфические особенности человека имеют инстинктивную основу» (Diamond, 1974, p. 237—238.)

Такими словами Дайямонд начал исторический обзор дискуссии об инстинкте.

Как мы уже говорили в главе 1, представление об инстинкте зародилось более четырех столетий назад. Это проявилось в попытке противопоставить поведение человека поведению «неразумных тварей». Донаучный спор об инстинкте был связан с вопросом о положении человека по отношению к другим видам и всей все-

ленной. Донаучные представления изложены в ряде обзоров (Warden, 1927; Beach, 1955; Diamond, 1974). Согласно этим представлениям, инстинкты — это сложные, невыученные адаптивные комплексы действий, направленные на определенную цель (Ghiselin, 1973). Для их объяснения часто привлекали предначертания бога.

Чарлз Дарвин заимствовал концепцию инстинкта из философии и пытался очистить ее от телеологии, чтобы понять эволюцию поведения. За Дарвином шла группа исследователей поведения, включавшая Герберта Спенсера, С. Ллойда Моргана и Уильяма Мак-Дауголла, чьи представления об инстинкте были помесью между старыми философскими воззрениями и более естественноисторическим подходом Дарвина. Мак-Дауголл относил к инстинктам и такие вещи, как родительское чувство и самоуничижение. Эти взгляды в свою очередь привели к бунту психологов против инстинктов. Крупные бихевиористы стали утверждать, что никаких инстинктов ни у каких животных не существует. Борьба велась активно с обеих сторон.

КЛАССИЧЕСКИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ ЭТОЛОГИИ

Этологи-классики стремились к той же цели, что и Дарвин, — очистить концепцию инстинкта от лишнего «балласта» и создать жизнеспособный конструкт для биологического исследования эволюции поведения. Для этого нужно было отделить естественноисторическое понятие инстинкта от концепций Спенсера, Моргана и Мак-Дауголла. Лоренц (Lorenz, 1973b) посвятил этой задаче много страниц. Он стремился создать биологически значимую концепцию инстинкта, которая помогала бы понять эволюцию поведения.

Классические представления этологов об инстинктивном поведении

Для Лоренца главной чертой видоспецифического поведения является его адаптивность. Тем не менее у отдельного организма сложные комплексы поведенческих актов появляются при видимом отсутствии научения. Как же можно было объяснять развитие адаптивного поведения, не привлекая телеологических представлений, согласно которым животное может понимать и предвидеть особенности внешней среды? Для решения этого вопроса Лоренц предложил концепцию инстинктивного поведения. Приводим перечень основных классических воззрений этологов на поведение этого типа.

1. Инстинктивные поведенческие акты генетически детерминированы в результате естественного отбора. Инстинктивные действия возникли потому, что благодаря отбору такое поведение оказалось закодированным в генах организма.

2. Инстинктивные формы поведения абсолютно обособлены от форм, приобретаемых индивидуально. Между теми и другими нет никаких переходов, они принадлежат к двум совершенно различным категориям.

3. Существует «взаимная интеркаляция» между инстинктами и условными реакциями. Лоренц считал, что элементы или единицы поведения бывают либо врожденными, либо приобретенными. Во многих случаях поведение состоит из перемешанных и переплетенных элементов того и другого рода, так что инстинктивный компонент может следовать непосредственно за приобретенным и наоборот. Целостные акты поведения представляют собой суммарное проявление врожденного и приобретенного. Но если разложить их на отдельные элементы, то можно обнаружить переплетение инстинктивных и условно-рефлекторных единиц.

4. Считалось, что инстинктивные элементы не подвержены изменениям. Опыт играет важную роль в осуществлении инстинктивного поведения, но он определяет лишь то, *какая именно* реакция должна произойти и какова должна быть ее интенсивность. «Результатом [опыта] никогда не бывает *новый* поведенческий акт, который не был бы наследственно фиксирован и предетерминирован как определенная комбинация движений» (Lorenz, 1937b, p. 268).

5. Хотя инстинктивные действия тонко приспособлены к внешней среде, они осуществляются без какого-либо осознания их цели. Инстинкты — это изумительно целесообразные реакции, но они совершаются «вслепую». Это можно видеть, когда животных наблюдают в необычных обстоятельствах: инстинктивное поведение, уместное в нормальных условиях, оказывается неподходящим в новой ситуации, и тем не менее оно протекает обычным образом.

В характеристику инстинктивного поведения включали и большую часть других особенностей, свойственных комплексам фиксированных действий (см. гл. 2). Такие комплексы независимы от ориентирующих раздражителей, стереотипны, характерны для всех представителей вида, вполне эффективны уже при первом осуществлении, центрально скоординированы и эндогенны (см. Konishi, 1966).

Свидетельства в пользу классических представлений этологии

Классический взгляд на инстинктивное поведение на самом деле представлял собой две точки зрения. Представления о двух разных группах признаков, характеризующих инстинктивное поведение, подкреплялись двумя разными группами данных (Lehrman, 1970; Beer, 1973). Различие между двумя точками зрения было связано главным образом со смыслом, который вкладывали

в понятие «врожденное поведение». Согласно одному взгляду «врожденность» означает, что поведение имеет генетическую основу. Действие естественного отбора создало виды организмов, у которых в развитии поведения имеется *определенно выраженный наследственный компонент.* (Генетик может выявить этот наследственный компонент и проанализировать его, используя методы генетики поведения, которые были рассмотрены в главе 7). При этом ничего не говорится об отсутствии воздействий со стороны внешней среды; говорится только о наличии некоторого наследственного компонента. С другой стороны, «врожденное» может означать, что данное поведение *фиксировано в результате процессов развития,* т. е. независимо от действия определенных средовых факторов. Это утверждение идет значительно дальше, чем первое: здесь предполагается жестко детерминированное развитие, а не просто наследуемость признака. Хотя очевидно, что Лоренц иногда проводит различие между этими взглядами на инстинктивное поведение «как в филогенетическом, так и в онтогенетическом аспекте» (Lorenz, 1937b, p. 260), в последующих дискуссиях оба аспекта часто смешивались, и Беер назвал это «бичом двойственности» (Beer, 1973). Именно это смешение вопросов, касающихся онтогенетических и филогенетических особенностей инстинктов, создало некоторые из затруднений, связанных с понятием инстинкта.

Свидетельства в пользу инстинктивного поведения (филогенетический аспект). Различного рода данные привели этологов-классиков к мысли о том, что в процессе филогенеза сформировался генетический компонент поведения. Рассмотрим эти данные.

Гомологии в поведении. Гомологичными называют сходные формы поведения у разных видов, происшедших от общего предкового вида. Примером может служить изученное Лоренцем (Lorenz, 1941) демонстрационное поведение гусей и уток. Оказалось, что у разных видов уток и гусей ритуальные движения очень сходны. Различие между ними увеличивается по мере уменьшения степени родства видов, если судить о нем по стандартным таксономическим критериям. Это должно означать, что такие акты поведения имеют генетическую основу, создавшуюся в процессе филогенеза.

Адаптивность. Приспособительный характер многих инстинктивных действий сам по себе означает, что они должны были сформироваться на возникшей в филогенезе генетической основе. Так, например, самец паука-скакуна, для того чтобы затормозить хищническую реакцию самки, должен адресовать ей определенные демонстрационные акты, иначе он будет съеден. В этом случае важно, чтобы в первый же раз эти акты были осуществлены надлежащим образом и полностью. Ясно, что такое поведение возникло как филогенетическая адаптация.

Осуществление в неподходящих ситуациях. Проявление инстинктивного поведения в условиях, когда оно оказывается неподходящим, свидетельствует о том, что выработка данного поведения в результате естественного отбора протекала в иных условиях. Например, гнездящиеся на земле голуби Галапагосских островов осуществляют при приближении к гнезду человека «отвлекающую демонстрацию». Между тем на этих островах нет хищников, защитой от которых была бы такая демонстрация (Eibl-Eibesfeldt, 1961). Это означает, что данное поведение имело функциональный смысл в других географических условиях, но сохранилось и здесь в силу наследственности.

Отбор и скрещивание. Исследования по выведению пород, рассмотренные Дарвином, а также данные по межвидовым скрещиваниям дали многочисленные свидетельства генетической основы поведения. Лоренц (Lorenz, 1937b) цитирует опыты Хейнрота по скрещиванию пеганки с египетским гусем. Оказалось, что по формам ухаживания потомство сильно отличается от обоих родительских видов, но эти формы сходны с «предковым» типом, характерным для других видов уток. В главе 7 рассматривались и другие примеры межвидовой гибридизации.

Свидетельства в пользу инстинктивного поведения (онтогенетический аспект). Существует несколько групп данных, говорящих в пользу того, что индивидуальное развитие инстинктивных актов не связано с научением.

Случаи, когда научение маловероятно. Некоторые формы поведения развиваются таким образом, что их очень трудно было бы объяснить научением. Например, при соответствующей стимуляции маленькие утята проявляют такую же координацию движений крыла и плеча, какая осуществляется при драке у взрослых птиц. Однако у утят эти движения наблюдались в период, когда крылья у них еще несоразмерно малы и совершенно не функционируют. Как же тогда утенок мог бы научиться функциональной последовательности действий?

У многих насекомых вскоре после выведения можно наблюдать поведенческие акты, выполняющие полезную функцию. И в этом случае научение маловероятно.

Эксперименты с изоляцией. Говоря о независимости инстинктивных актов от научения, этологи в значительной степени опираются на результаты опыта, который получил название «депривационного эксперимента», «эксперимента с изоляцией» или «эксперимента Каспара Хаузера». По существу, здесь изучаются результаты депривации вроде описанной в главе 8. Если животное растет в отсутствие других особей того же вида, а также многих средовых стимулов, как же оно может научиться какому-либо поведенческому акту? Громан выращивал домашних голубей в очень узких трубкообразных клетках, где птицы не могли расправлять крылья. Когда их выпускали, развитие нормального по-

лета происходило у них так быстро, что его вряд ли можно было объяснить научением. Сходные эксперименты были проведены с большим числом видов и поведенческих актов.

КРИТИКА КЛАССИЧЕСКИХ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ ЭТОЛОГОВ

После того как Лоренц сформулировал свою концепцию, прошло около 15 лет, прежде чем классические взгляды этологов впервые подверглись серьезной критике. Первый залп сделала группа американских исследователей, которые были по образованию психологами. Их учили относиться к понятию инстинкта скептически, а сами они интересовались регуляцией и развитием поведения. Они обращали мало внимания на то, что у инстинктивного поведения имеется генетический компонент, уходящий корнями в историю вида. В умах американских психологов вопросы эволюции не стояли на первом плане, но проблема онтогенеза занимала видное место. Однако эти психологи подвергли резкой критике классические взгляды этологов на онтогенез инстинктивного поведения (см., например, Lehrman, 1953; Hebb, 1953; Beach, 1955; Schneirla, 1956; Jensen, 1961), а позднее к такой критике присоединились и некоторые «англоязычные» этологи (см. Tinbergen, 1963a; Hinde, 1970). В целом она касалась двух проблем — представлений этологов о внешней среде и научении и общих следствий признания дихотомии «инстинкт — научение».

Критика представлений этологов о внешней среде и научении

1. Средовые влияния на поведение могут быть значительно более разнообразными, чем это предполагается в дихотомической схеме «инстинкт — научение». К средовым факторам, способным влиять на поведение, относятся условия содержания (например, режим кормления), циркадные ритмы, электрическое раздражение мозга, повреждения мозга, гормоны, фармакологические агенты, пищевой рацион и созревание (Jensen, 1961). Просто противопоставлять инстинкт научению — значит игнорировать роль этих и других факторов.

2. Внешняя среда необходима для любого поведения. Критики утверждали, что для всякого поведения нужна как среда, так и наследственность. Задавать вопрос, в какой степени поведение зависит от наследственности и в какой — от среды, это все равно что спрашивать, в какой мере площадь поля зависит от длины, а в какой — от ширины. Площадь полностью зависит от обоих параметров (Hebb, 1953). Совершенно очевидно (и тривиально), что и без генов, и без внешней среды не могло бы быть никаких организмов.

3. Наследуются только гены и цитоплазма. С этой точки зрения про поведение и любые другие фенотипические признаки нельзя сказать, что они «унаследованы», так как по наследству организм получает только набор генов и цитоплазму.

4. Все генетические эффекты должны проявляться через взаимодействие с внешней средой. Таким образом, все генетические влияния должны носить непрямой характер.

5. Понятию «врожденное» дается негативное определение: в соответствии с классическими представлениями этологов врожденное часто определяли просто как то, что не приобретено. Большие трудности при определении понятия «врожденное» возникают из-за того, что это важнейшее понятие в системе из двух классов определяется только негативно, путем противопоставления его научению, которое само еще недостаточно понято. Приходится «принимать нулевую гипотезу», что научения не было, а это логически затруднительно, особенно в том случае, когда неясно, что оно собой представляет.

6. Эксперименты с депривацией не исключают того, что в развитии поведения важную роль играют средовые факторы. Американские психологи придавали большое значение интерпретации таких экспериментов. Они отмечали, что с помощью подобных опытов можно исключить возможность влияния определенных факторов на развитие поведения. Однако много других факторов остаются неучтенными. При оценке результатов нужно обращать внимание на то, чего именно было лишено животное. Ни в каком случае нельзя исключить влияние среды в целом.

7. Можно говорить лишь о том, что наследственность или среда определяет *различия* между организмами. Поскольку всякое поведение зависит и от среды, и от наследственности, нельзя сказать, что какой-то поведенческий акт обусловлен или генами, или средой. Однако можно сравнивать два организма и выяснять, с чем связаны *различия* между ними — с генетическими или со средовыми факторами. Если в одинаковых условиях выращивать два организма с разной наследственностью, то *различия* в поведении между ними следует считать генетическими. Если же два организма с идентичным генотипом развиваются в разных условиях, то *различия* в их поведении можно отнести на счет средовых факторов.

Оценка критических замечаний. Некоторые из сделанных замечаний малосущественны, другие же можно парировать или обойти. Наиболее важный аргумент — то, что для реализации любого поведения нужны и гены, и внешняя среда. Этот аргумент заставил многих исследователей поведения переформулировать понятие инстинкта. Мало кто в наши дни будет всерьез отрицать, что поведение зависит одновременно и от наследственности, и от среды.

Все еще неясна роль, которую в развитии поведения играют иные факторы, нежели гены и научение. Такие этологи, как Лоренц, по-прежнему считают, что большая часть факторов, перечисляемых Дженсеном (например, фармакологические агенты, повреждения мозга, пищевой рацион), не может способствовать специфичности истинно адаптивных поведенческих актов. Хотя повреждения мозга, лекарственные препараты и другие подобные факторы могут нарушать развитие поведения и изменять скорость и вероятность проявления тех или иных поведенческих актов, мы почти не знаем таких случаев, чтобы под их влиянием формировались специфические адаптивные формы поведения.

Критика этологических концепций, связанных с общими следствиями принятия дихотомической схемы «инстинкт — научение»

Критики классической этологии обратили внимание на ряд нежелательных следствий, вытекающих из такой схемы.

1. Принятие такой схемы может привести к преждевременному разделению поведения всего лишь на две категории и в результате — к прекращению исследования этого вопроса. Если мы примем дихотомическую схему «инстинкт — научение», то после нескольких депривационных экспериментов будет очень просто отнести ту или иную форму поведения к инстинктам. Такая преждевременная классификация может «закрыть» исследования, направленные на выяснение последовательных этапов в онтогенезе поведения. Отмечалось, что степень уверенности, с которой данную форму поведения считают инстинктивной, обратно пропорциональна тому вниманию, которое уделяют этой форме исследователи. Чем она лучше изучена, тем менее вероятно, что мы отнесем ее к инстинктивным актам. Это опять-таки означает, что отнесение какого-то поведения к инстинктам тормозит его изучение. Классифицировать данную форму поведения или дать ей название — не значит объяснить ее.

2. Развитие «инстинктивного поведения» может быть очень разным у животных различных «филетических уровней». Это соображение, которое высказал Шнейрла (Schneirla, 1956), вытекало из общей озабоченности относительно возможности обобщать данные, полученные на каком-то одном «филетическом уровне». Шнейрла считал, что животное царство можно разделить на разные «уровни» и что процессы, лежащие в основе поведения, на разных уровнях различны. Он опасался, что, пользуясь одинаковыми терминами при описании поведения животных разных уровней, легко внушить себе, что в основе этого поведения всегда лежат одни и те же процессы.

Оценка критических замечаний. Оба замечания должны служить предостережением при анализе проблемы инстинктивного

поведения. Это именно скорее предостережения, о которых следует помнить, пользуясь таким термином, как «инстинктивное поведение», чем доводы против его использования.

ПОЗДНЕЙШИЕ ФОРМУЛИРОВКИ

Со времени формулирования классических представлений этологии и первой критической атаки на них по поводу этого спора было исписано немало страниц. Все тонкости каждого из аргументов были подвергнуты тщательному анализу, и в ряде случаев произошло некоторое изменение взглядов (например, Tinbergen, 1963a; Lorenz, 1965). Рассмотрим несколько более новых формулировок или измененных утверждений.

Вопрос о наследуемости

Один из подходов к проблеме взаимодействия наследственности и среды — это применение концепции наследуемости (см., например, Whalen, 1971). Если на поведение влияют и гены, и среда, то иногда полезно знать, в какой степени выражено каждое из этих влияний на исследуемый признак в данной популяции. Уэйлен отмечает ряд важных преимуществ, которые дает концепция наследуемости как возможное решение проблемы «наследственность и среда». К сожалению, этот подход связан с серьезным затруднением. Оценка наследуемости говорит нам лишь о том, какую долю изменчивости особей в той или иной популяции можно отнести на счет генетических факторов, а не об относительной пропорции, в которой гены и внешняя среда действуют в онтогенезе поведения (см. Hebb, 1953, а также гл. 7). Например, если мы изучаем инбредную линию, то наследуемость должна быть почти равна нулю, хотя генетические факторы развития поведения могут быть в этой линии так же важны, как и в аутбредной линии.

Информационный подход

Для Лоренца центральная проблема теории инстинкта состоит в объяснении адаптивности специфических форм поведения, проявляющихся в определенных ситуациях. Как мы уже говорили, Лоренц полагает, что характерная для поведения адаптивная специфичность может определяться только генами или научением. В своей книге «Эволюция и модификация поведения» Лоренц (Lorenz, 1965) развивает информационный подход к проблеме наследственности и среды. Он утверждает, что единственными источниками «информации», направляющими развитие поведения, являются филогенез и научение. Такое использование понятия «информации» было встречено неодобрительно. На одном уровне при-

нятие этой аналогии не столько проясняет, сколько затуманивает проблему, а на другом уровне понятие «информации» интерпретируется уже в математическом плане в так называемой «теории информации». Однако в интересующей нас области трудности измерения информации в соответствии с ее математической трактовкой в теории информации представляются непреодолимыми (см. Hinde, 1970).

Законченность при первом осуществлении

Один из признаков, по которому этологи определяют комплексы фиксированных действий (по их мнению, врожденные), — это то, что такие комплексы уже в первый раз осуществляются практически полностью. Многие авторы видели причину этого в том, что такие формы поведения контролируются генами и не испытывают модификаций в результате научения. Однако последнее утверждение — отнюдь не обязательный элемент подобной формулировки. Не так давно некоторые этологи приняли критерий полноты поведенческого акта при его первом осуществлении как единственный критерий инстинктивного поведения. Конечно, внешняя среда участвует во всех инстинктивных действиях, а для некоторых инстинктивных актов специфическое обучение может быть даже необходимым. Однако, несмотря на это, поведенческий акт можно рассматривать как врожденный, если он проявляется с достаточной полнотой с первого раза. Согласно такой концепции, инстинктивное поведение не обязательно требует каких-то определенных процессов развития: оно с самого начала может включать все нужные компоненты. Например, Юэр (Ewer, 1971, p. 803) объясняет, что под термином «врожденный» она понимает «просто то поведение, которое проявляется в своей типичной адаптивной форме, когда животное в первый раз в надлежащем возрасте встречается с надлежащей ситуацией. Элкок (Alcock, 1975, p. 66) пишет: «Инстинктом можно считать видоспецифическое поведение, которое осуществляется в достаточно полной форме в первый же раз, когда животное определенного возраста и в определенном мотивационном состоянии испытывает действие определенного стимула».

Эта точка зрения имеет известные достоинства и позволяет обойти многие из затруднений, возникающих при других концепциях. Важно отметить, что рассматриваемое поведение должно быть «адаптивным» и «видоспецифическим»: «когда человек в первый раз опускает монету в щель автомата, его поведение с первого раза имеет достаточно законченную форму, однако большинство ученых предпочтет не относить это действие к разряду врожденных. Изложенный критерий трудно применять в тех случаях, когда стимулы, вызывающие данное поведение, не выявляются достаточно отчетливо; так, например, обстоит дело в онтогенезе пения у птиц.

ТОЧКА ЗРЕНИЯ АВТОРА

При рассмотрении этой длительной дискуссии мы изложили разные точки зрения. Читатель может прийти к собственному мнению относительно описанных разногласий — возможно, после ознакомления с некоторыми из цитированных первоисточников.

Если по проблеме наследственности и среды существует точка зрения большинства, то она выглядит следующим образом. Несомненно, многие формы поведения имеют генетический компонент; это результат действия естественного отбора, создавшего организм, поведение которого адаптивно в обычной для него среде. Однако нет оснований придерживаться дихотомической схемы «приобретенное *или* врожденное». Так как для любого поведения необходимы и гены, и внешняя среда, проблема «наследственность или среда» — это псевдопроблема. У нас нет способа дать точное определение инстинктивного поведения в онтогенетическом аспекте, который противопоставлялся бы филогенетическому.

Точка зрения автора книги несколько отлична от той, которая кажется преобладающей. Вопрос о «наследственности и среде» не псевдопроблема. Дело в том, что существует много видоспецифических поведенческих актов, которые проявляются в достаточно полной форме с самого первого раза и, по-видимому, лишь с большим трудом поддаются изменению в онтогенезе. Легко можно изменить вероятность появления и частоту таких актов, но когда они происходят, они осуществляются в своей видоспецифической форме. Как будто бы нет убедительных доводов против того, чтобы называть такие акты «инстинктивными». При такой формулировке инстинктивное поведение можно будет рассматривать не как одну из ветвей дихотомии «врожденное — приобретенное», а как один из концов континуума, заполняющего промежуток между теми актами, которые явно приобретаются путем научения, и теми, специфичность которых не обусловлена научением. В онтогенезе инстинкта научению может принадлежать решающая роль. Однако специфичность раздражителей, вызывающих данный акт, и полнота реакции при первом проявлении все же заставят нас классифицировать такое поведение как инстинктивное Возьмем для примера колюшку, выращенную в условиях депривации. Она будет избирательно и со всей полнотой осуществлять агрессивные демонстрации по отношению к модели с ярким красным брюшком. Средовые факторы, включая специфическое обучение, могут быть очень важны для развития двигательных координаций, умения плавать, работы зрительной системы. Однако эти факторы не могут объяснить избирательной специфичности реакции рыбы на раздражитель с *красной* нижней половиной, а не на другие модели. Для инстинктивного поведения критически важной представляется именно эта специфичность, проявляющаяся в надлежащих условиях.

Таким образом, термин «инстинктивное» *можно* при соблюдении известной осторожности употреблять вполне законно, но при этом существует одна весьма реальная опасность. Исследователь поведения животных имеет дело с четырьмя группами вопросов: о механизмах, развитии, эволюции и адаптивности поведения. Все они важны. Тонкие моменты онтогенеза поведения могут не быть столь существенными для изучения адаптации. Но когда мы ставим вопросы относительно развития, гораздо важнее рассматривать все сложности онтогенеза поведения, чем классифицировать поведенческий акт как инстинктивный или не инстинктивный. Важно, чтобы классификация не подменяла собой анализ. Онтогенетическое развитие инстинктов может быть очень интересным.

ИССЛЕДОВАНИЯ ПО РАЗВИТИЮ ПОВЕДЕНИЯ

Теперь мы перейдем к рассмотрению развития ряда форм поведения, анализ которых показателен в отношении того, какого рода информацию можно получить при исчерпывающем изучении факторов, влияющих на онтогенез поведения.

Предпочтение в реакции клевания у птенцов серебристой чайки

Превосходным примером всестороннего изучения развития инстинктивного акта может служить исследование предпочтения при реакции клевания у птенцов серебристой чайки. Хейлмен (Hailman, 1967, 1969) дал двум своим статьям на эту тему многозначительные заголовки — «Онтогенез инстинкта» и «Как выучивается инстинкт».

Серебристая чайка — это птенцовая птица, и родители выкармливают птенцов, отрыгивая им частично переваренную пищу. Возвратившись к гнезду, чайка наклоняет над птенцом голову. Если птенец не был только что накормлен, он начинает клевать, целясь в родительский клюв, схватывая его и ударяя по нему; тогда родитель отрыгивает пищу. Если птенец не съедает ее тотчас же, между родителем и птенцом начинается сложное взаимодействие, которое обычно побуждает птенца съесть пищу.

У взрослой серебристой чайки на клюве, около его конца, имеется красное пятно. Тинберген и Пердек (Tinbergen, Perdeck, 1950) изготовили ряд моделей головы чайки, которые они предъявляли птенцам, держа в руке, и пытались таким образом выяснить природу сигнального стимула, вызывающего у птенцов реакцию клевания. У некоторых моделей пятно находилось на лбу, а не на клюве. Тинберген и Пердек установили, что модели с пятном на само́й голове птенцы клюют меньше, чем модели с пятном на клюве. Из этого был сделан вывод, что здесь действует высокоспецифический *врожденный* разрешающий механизм, активируемый раздражителем определенной конфигурации.

Эксперимент Тинбергена и Пердека вызвал много вопросов. Во-первых, поскольку модель держали в руке, ее предъявление трудно было стандартизировать. Что еще важнее, Шнейрла (Schneirla, 1956) отметил, что между пятнами на двух моделях были существенные, но неконтролируемые различия. Поскольку пятно на клюве находилось ниже, чем пятно на лбу, оно было ближе к птенцу и двигалось быстрее. Поскольку модель совершала движения по дуге с центром около конца рукоятки, пятно, расположенное на клюве, совершало больший размах, чем более высоко расположенное пятно на лбу (рис. 9.1). Таким образом, не было исключено, что птенцы реагировали на более заметный стимул, а не на объект определенной конфигурации.

Хейлмен разрешил эту проблему просто и радикально: он удлинил стержень одной из моделей. Пользуясь аппаратом, в котором режим предъявления модели можно было регулировать, Хейлмен использовал уже не две, а три модели. Две из них были подобны моделям Тинбергена и Пердека, а третья имела пятно на лбу и

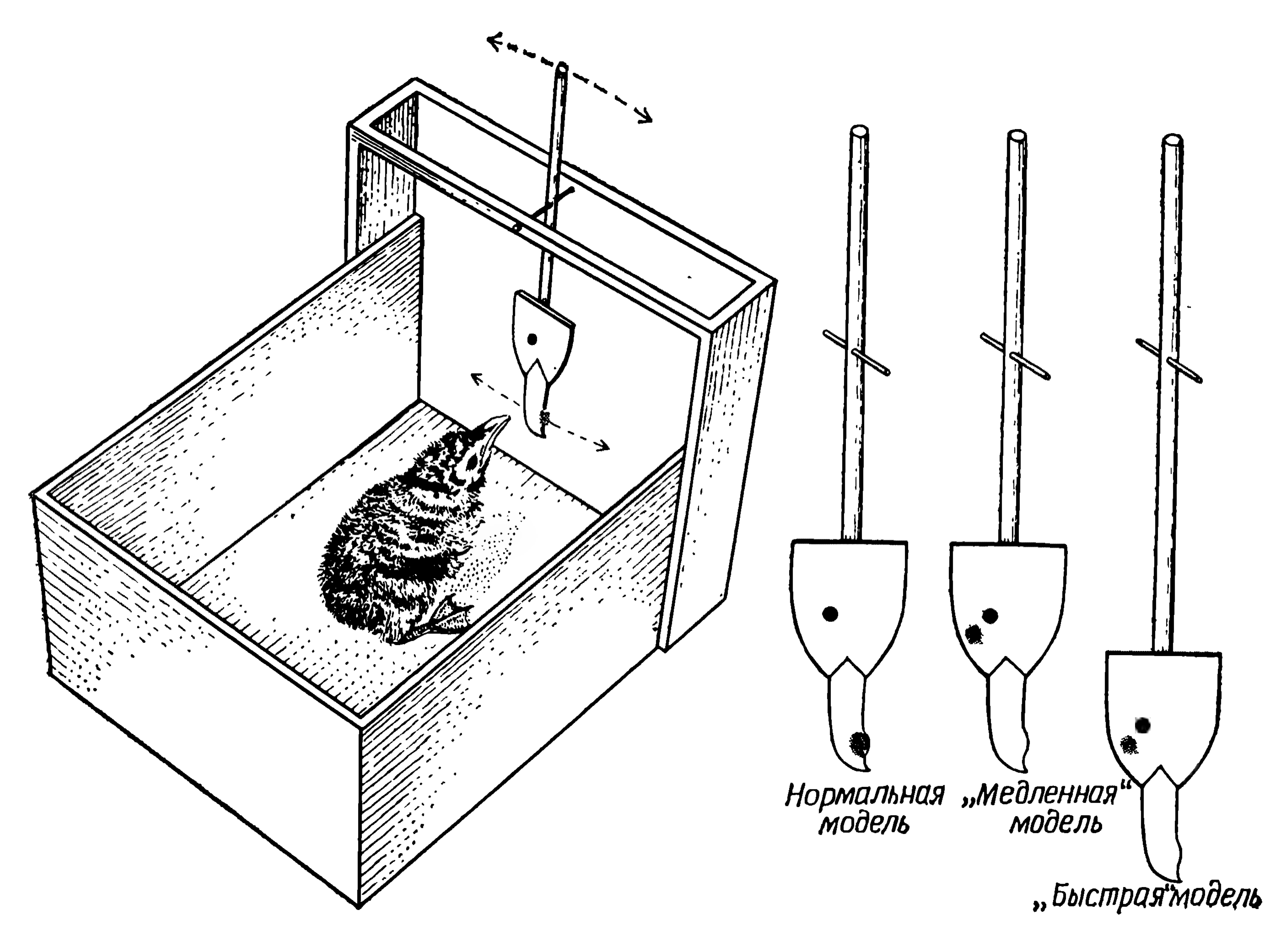


Рис. 9.1. Исследование предпочтения при реакции клевания у птенцов серебристой чайки. (Hailman, 1969.)

Слева — экспериментальная установка; *справа* — три модели головы взрослой серебристой чайки. «Нормальная» модель грубо копирует голову взрослой птицы с пятном на клюве. «Медленная» и «быстрая» модели видоизменены: темное пятно перемещено на лоб. Эти модели различаются тем, что быстрая модель располагается ниже, и пятно, таким образом, оказывается ближе к птенцу и движется быстрее, проходя большее расстояние, чем «медленная» модель.

более длинный стержень, так что движение этого пятна было эквивалентно движению пятна на клюве другой модели. Результаты оказались совершенно ясными: только что вылупившиеся птенцы клевали эту новую модель так же активно, как и модель с пятном на клюве. Таким образом, реакция у только что вылупившихся птенцов контролировалась, по-видимому, относительно простым раздражителем. Когда же Хейлмен испытал свои модели на птенцах, уже имевших опыт пребывания в гнезде, оказалось, что эти птенцы предпочитают модели с пятном на клюве обеим моделям с пятном на лбу.

В соответствии с обсуждавшимися выше критериями реакцию клевания, вызываемую быстро движущимся пятном, следовало бы считать инстинктивной. Однако способность избирательно реагировать на стимул определенной конфигурации (модель с пятном на клюве) зависит, по-видимому, от накопления опыта. Было обнаружено влияние среды и на другие стороны поведения, в том числе на точность клевания и идентификацию родителей. Таким образом, реакция клевания у чаек — это «инстинкт» с интересным онтогенезом.

Белки, разгрызающие орехи

Взрослая, опытная европейская белка — большой мастер вскрывать орехи, которые составляют значительную часть ее рациона. Она прогрызает бороздку в скорлупе от основания до верхушки ореха с его широкой стороны. Иногда она делает такую же бороздку с противоположной стороны. Затем она заклинивает нижние резцы в щель и с треском вскрывает орех. Эйбль-Эйбесфельдт (Eibl-Eibesfeldt, 1963) выращивал белок в условиях, в которых они имели возможность грызть и тем самым развивать жевательную мускулатуру, но им никогда не давали орехов. При испытании такие белки обычно прогрызали в орехе борозды, ориентированные случайным образом, до тех пор пока орех случайно не вскрывался. Попытки вскрыть орех путем засовывания зубов в щель приводили к успеху только тогда, когда борозда проходила в верном направлении. Постепенно белки научались прогрызать бороздки, параллельные оси ядра ореха, а затем располагать их на его широких сторонах. Они продолжали попытки вскрывать орехи и в конце концов хорошо осваивали и эту процедуру. Однако некоторые белки так и не смогли обучиться типичному способу вскрывания орехов, а вырабатывали собственный, свойственный только им прием (например, прогрызали отверстия или ряд бороздок около верхушки ореха). Эйбль-Эйбесфельдт пришел к выводу, что у белки грызущие движения — врожденные, тогда как ориентация и интеграция их в наиболее целесообразную последовательность бывает результатом научения.

Выбор местообитания у оленьих мышей

Оленьи мыши *Peromyscus maniculatus* живут в самых разнообразных местообитаниях на большей части Североамериканского континента. Из 66 подвидов наиболее изучены два: *P. maniculatus bairdi* живет на полях, а *P. m. gracilis* — житель лесов. Уэккер (Wecker, 1964) провел серию исследований относительно роли генотипа и среды в развитии предпочтения определенных местообитаний у полевого подвида *P. m. bairdi.* Он соорудил на открытом воздухе большую выгородку (примерно 30×5 м), которую расположил так, что часть ее находилась в поле, а часть — в лесу из дуба и гикори. С помощью такой выгородки можно было изучать предпочтение полевых или лесных условий у *P. m. bairdi.* Как и ожидалось, пойманные в природе мыши явно предпочитали поле. Когда потомство таких мышей вырастили в лабораторных условиях, при тестировании они тоже предпочли поле. Эти и другие данные позволяют думать, что у оленьих мышей предпочтение определенной среды может развиться без всякого опыта пребывания в такой среде. Затем Уэккер соорудил для группы оленьих мышей выгородку в лесу, где они и вывели потомство. Эти новые животные, выросшие в условиях леса, по-прежнему предпочитали поле. Таким образом, опыт, полученный в раннем возрасте, недостаточен, чтобы изменить предпочтение местообитания.

Совсем иные результаты были получены на мышах линии *P. m. bairdi*, размножавшейся в лаборатории в течение 12—20 поколений. У таких зверьков не обнаруживалось никакого сильного предпочтения определенной среды. Однако мыши этой лабораторной линии, выращенные в условиях поля, в дальнейшем предпочитали поле. Мыши, выращенные в лесном загоне, никакого сильного предпочтения не проявляли. По-видимому, в результате разведения мышей в лабораторных условиях на протяжении 12—20 поколений у них как-то изменились те особенности развития, которые лежат в основе предпочтения среды. Мыши, не имевшие опыта жизни ни в одном из двух местообитаний, не обнаруживали никакого предпочтения. Однако мыши лабораторной линии поразному реагировали на опыт пребывания в условиях поля и леса — они предпочитали поле, когда были выращены в поле, и не проявляли сильного предпочтения, когда были выращены в лесу.

Таким образом, онтогенез предпочтения той или иной среды определяется взаимодействием генотипа и раннего опыта, причем характер взаимодействия этих двух факторов изменчив.

Развитие движений, связанных с чисткой шерсти («умыванием»), у домовой мыши

Многим грызунам свойственны характерные стереотипные движения при умывании морды. У домовой мыши, например, при этом скоординированы в регулярный комплекс сложные движения

передних конечностей, головы и языка. У этих незрелорождающихся животных такие движения при рождении отсутствуют; они начинают появляться, когда мышонку бывает примерно 10 дней. Поскольку умывание включает сложную последовательность контактов между передними лапами, мордой и языком, можно было думать, что развитие нормального комплекса движений должно зависеть от таких контактов.

Для того чтобы выяснить роль передних лап в развитии стереотипа умывания, Фентресс (Fentress, 1972, 1973) исследовал три группы инбредных мышей: 1) нормальных контрольных животных, 2) мышей, у которых при рождении была под анестезией ампутирована одна из передних лап, и 3) мышей с двумя ампутированными лапами. Движения, связанные с умыванием, можно было идентифицировать по характерной сидячей позе и по движениям языка и плеча. Результаты оказались поразительными. У мышей с ампутированными лапами двигательный стереотип развивался почти точно так же, как у нормальных животных. Анализ тех движений, которые совершает нормальная мышь при вылизывании передних лап, обнаружил поразительный пример «эндогенного объединения» движений конечностей и языка. У мышей с ампутированными лапами происходила характерная синхронизация движений плеча и языка, хотя культя конечности при этом не оказывалась поблизости к языку, так что мышь «лизала» воздух. У нормальной мыши перед тем, как передняя лапа при «грубом» умывательном движении придет в соприкосновение с головой, соответствующий глаз закрывается. У мышей с ампутированными конечностями глаз закрывался точно так же, хотя у них не было лапы, от которой надо было защитить этот глаз. У таких мышей не было никаких изменений в поведении, которые выглядели бы как попытка адаптироваться к необычному состоянию. Таким образом, становится ясной главная роль эндогенной координации в развитии данного стереотипа.

Пение птиц

Лучший пример мы приберегли на самый конец. Сложность взаимодействий генотипа с факторами индивидуального опыта нигде не выступает так ясно, как при изучении онтогенеза пения у птиц. Является ли песня врожденной или приобретенной? Рассматривая ряд примеров из обширной литературы, мы еще раз коснемся многочисленных проблем, которые возникают при попытке ответить на этот вопрос.

Голосовые звуки, издаваемые птицами, подразделяют на два типа: крики и песни. Крики — это короткие, довольно простые сигналы, которые обычно издают особи обоего пола в любое время года и которые почти одинаковы у всех представителей вида. В отличие от этого песни имеют более сложный акустический

рисунок. Чаще всего их «исполняют» самцы в период ухаживания, защиты территории или в обоих случаях. Они часто имеют сезонный характер и обнаруживают значительную индивидуальную изменчивость.

Случай минимальной роли внешней среды. По-видимому, у представителей большинства отрядов онтогенез пения обычно не требует специфических условий среды, так что преобладает влияние генетических факторов (Nottebohm, 1972). Развитие вокального репертуара у домашних петухов и кольчатых горлиц относится к этому типу (Konishi, 1963; Nottebohm, Nottebohm, 1971). В обоих случаях вокальный репертуар взрослой особи развивается нормально и тогда, когда птиц выращивают в полной изоляции от других особей того же вида. Даже лишение слуха мало влияет на онтогенез пения. У европейских кукушек и воловьих птиц, откладывающих яйца в гнезда других видов (гнездовой паразитизм), потомство не нуждается в том, чтобы слышать песню своего вида. Это имеет большой эволюционный смысл.

Имитация при обучении песне. Многие птицы способны путем подражания обучиться большому числу различных песен. Хорошо известно, что такие виды, как пересмешники и австралийские лирохвосты, имитируют крики других видов и в естественных условиях. Другие птицы, в том числе некоторые попугаи, имитируют множество различных песен при содержании в неволе, но, по-видимому, редко делают это в природе.

Еще одну вариацию на эту тему мы находим у группы видов, которые обучаются своей песне от воспитавшего их самца, будь это родной отец или чужой самец. Модель определяется «социальной связью» (Nottebohm, 1972, р. 119). К таким видам относятся снегирь и зебровые амадины. Снегирей, которых выкармливает человек, можно научить свистеть, а те снегири, которых выращивают канарейки, поют канареечьи песни.

Самцы индийской майны имитируют крики других самцов своей области, тогда как самки имитируют крики других самок (Bertram, 1970). Очевидно, молодые самцы и самки способны опознавать звуки, соответствующие их полу, даже если у данного вида нет полового диморфизма.

Самообучение. Онтогенез пения у певчих воробьев представляет собой интересный промежуточный случай между развитием песни с минимальным влиянием среды (как, например, у кольчатой горлицы) и случаями, когда для этого требуется значительное обучение (например, у майн). У певчих воробьев, которых выращивают в полной изоляции от всех птиц и даже в звукоизолированных камерах, развивается песня, практически неотличимая от нормальной. Даже если певчего воробья воспитывает канарейка, он начинает петь обычную песню своего вида (Mulligan, 1966). Однако если воспитывать в изоляции птицу, лишенную слуха, то у нее формируется лишь зачаточный вариант песни. Муллиган пред-

полагает, что певчие воробьи наследуют своего рода «матрицу». Эта матрица представляет собой «систему узнавания», позволяющую птице определять, какая песня «правильна». Предполагается, что когда птенец поет песню в первый раз, она «проверяется» на соответствие матрице и постепенно совершенствуется при постоянной сверке с нею, до тех пор пока не получится нормальная песня взрослой особи. Птица способна совершенствовать свою видоспецифическую песню при содержании в изоляции, но только в том случае, если она может слышать себя.

Примеры сложного хода онтогенеза. Хотя некоторые из приведенных примеров онтогенеза пения у птиц могут показаться совсем не простыми, существуют и еще более сложные типы. У белоголовых воробьиных овсянок (Marler, 1970) довольно сложные песни, которые подразделяются на четкие диалекты, так что пение птиц из разных географических районов легко различить. У птиц, живущих в области Сан-Францисской бухты, Марлер выделил три разных диалекта.

В песне птиц, выращенных в изоляции от других особей, можно распознать песню белоголовой овсянки, но в ней отсутствуют некоторые детали и диалектные особенности, свойственные нормальным птицам. У птиц, лишенных слуха, вообще не развивается песни, похожей на типичную песню данного вида. Но если самцу белоголовой овсянки дать возможность в возрасте от 10 до 50 дней после вылупления прослушать полную песню самца своего вида, то у него формируется полная песня, которую он пропоет в первый раз через 5—6 месяцев и в которой будут диалектные особенности песни его учителя. Прослушивание нормальной песни в возрасте до 10 дней или более 100 дней не оказывает никакого действия. Песня, которую птица слышит в течение чувствительного периода, должна принадлежать белоголовой овсянке; песни других птиц не дают никакого эффекта.

В онтогенезе полной песни самца есть еще один важный этап. В возрасте примерно 150 дней у молодого самца появляется изменчивая «подпесня». В этот период он усовершенствует свое пение примерно таким образом, как это происходит у певчего воробья (см. выше). В конечном счете белоголовая овсянка может воспроизвести песню, которую она слышала, будучи в гнезде. Во время этой важной второй фазы птица должна слышать свою песню, тогда ее усовершенствование может идти в условиях изоляции. Окончательно сформировавшись, песня далее не подвергается никаким изменениям. Если на этой стадии лишить птицу слуха, то это не повлияет заметным образом ни на само пение, ни на форму песни.

Для объяснения онтогенеза песни белоголовой воробьиной овсянки Марлер предположил, что у нее существует более сложный, чем у певчих воробьев, вариант матрицы. В начале чувствительного периода матрица «представляет собой лишь грубую програм-

му нормальной песни, однако этого уже достаточно, чтобы исключить формирование песни птиц других видов» (Marler, 1970, p. 1). Во время чувствительного периода прослушивание песен белоголовой овсянки делает матрицу более точной. Когда птица начинает петь сама, ее пение с помощью обратной связи через слух сопоставляется уже с более совершенной матрицей. Для этого не требуется никакого «внешнего подкрепления».

Достаточно подробно изучался также вокальный репертуар зябликов. Онтогенез их песни протекает во многом так же, как у белоголовой овсянки, но у нее чувствительный период заканчивается примерно к 50-му дню, у зябликов же он продолжается вплоть до их первого сезона размножения, т. е. до 10-месячного возраста (Nottebohm, 1970).

КРАТКИЕ ВЫВОДЫ

Вопрос о роли наследственности и среды представляется нам не псевдопроблемой, а важным вопросом в исследовании поведения животных, который еще полностью не разрешен. Мы рассмотрели историю вопроса об инстинкте, классические представления этологов относительно инстинкта, критику этих представлений и некоторые новые формулировки. Можно заключить, что есть много поведенческих актов, которые к моменту своего первого осуществления полностью сформированы, так что для развития ориентации на специфические раздражители или же особенностей двигательной организации никакого специфического научения здесь, видимо, не требуется. Хотя факторы внешней среды влияют на онтогенез всякого поведения, такой поведенческий акт вполне можно было бы назвать инстинктивным.

В главе был описан ряд исследований, иллюстрирующих разнообразие и сложность взаимодействия генетических и средовых факторов в онтогенезе адаптивных форм поведения. Таковы данные об онтогенезе предпочтения в реакции клевания у птенцов серебристой чайки, вскрывания орехов белками, предпочтения местообитаний у оленьих мышей, стереотипов «умывания» у домовых мышей и песен у птиц. Для исследователя, интересующегося онтогенезом поведения, *важной задачей* представляется полный анализ всех факторов, влияющих на развитие поведения, а не классификация поведенческих актов на врожденные и приобретенные.

Часть четвертая

МЕХАНИЗМЫ, ВЗАИМОСВЯЗАННЫЕ С ПОВЕДЕНИЕМ

В этой части книги мы рассмотрим вторую из четырех групп вопросов, касающихся поведения животных, а именно вопросы, связанные с механизмами поведения. Мы рассмотрим три типа механизмов: сенсорно-перцептивные, нервные и гуморальные. Каждая из этих систем имеет определенное отношение к поведению животных — к его развитию, эволюции и адаптивной роли.

Эта часть озаглавлена «Механизмы, взаимосвязанные с поведением» по той важной причине, что связь между указанными системами и поведением носит взаимный характер. Сенсорные и перцептивные механизмы не только влияют на поведение организма, но и изменяются в результате взаимодействия организма с окружающей средой. Нервные механизмы не только играют определенную роль в регуляции поведения, но и сами претерпевают модификации под влиянием последнего. Эндокринная система не только участвует в управлении поведением, но нередко и изменяется под его воздействием. Таким образом, в исследованиях необходимо учитывать, что поведение и взаимосвязанные с ним механизмы находятся в постоянно меняющихся и влияющих друг на друга отношениях, которые ни в коей мере нельзя уподобить одностороннему уличному движению.

Мы исключили из рассмотрения две проблемы — мотивацию и математические модели поведения. Это объясняется тем, что в большей части учебников по поведению животных по традиции есть глава, где обсуждается мотивация поведения. Обычно в эту главу включают материал о влиянии на поведение кратковременных переменных, не относящихся к раздражителям. Однако исследователи, изучающие поведение животных, постепенно начинают понимать, что нет никакой необходимости в представлениях, связанных с мотивацией. Понятие мотивации используется обычно как мусорная корзина для разного рода факторов, природа которых недостаточно понята. При определении термина «мотивация» Верпланк (Verplanck, 1957, р. 22) отметил: «Применение этого термина обычно означает, что переменные, контролирующие данное поведение, неизвестны. Широкое использование его для объяснения различных явлений говорит о том, что некоторые считают невежество достоинством, тогда как достоинством следует считать признание в невежестве». Баннел (Bunnell, 1973, р. 177) сказал об этом иными словами: «Если бы у нас не было ни генов, ни ана-

томии, ни физиологии, ни экологии, ни прошлого опыта, то нам, вероятно, нужно было бы изобрести мотивацию. Но так как все это у нас есть вместе с набором эволюционных принципов, которыми мы можем руководствоваться, значит, у нас есть все необходимые условия, чтобы работать над вопросом, *как* формируется поведение». Читатель обнаружит, что большая часть явлений, которые могли бы попасть под рубрику «мотивация» уже обсуждалась в других разделах — при рассмотрении различных стереотипов поведения, его развития, механизмов и других вопросов.

Определённая часть проблем связана с основным понятием, используемым в мотивационном анализе, — с концепцией побуждения, или активации. Использование этого понятия редко приводит к экономности в описании взаимосвязей между зависимыми и независимыми переменными, хотя именно для этого оно и предназначалось. Превосходное обсуждение этого вопроса можно найти в главе 8 книги Хайнда (Hinde, 1970).

Еще одной темой, которую можно было бы включить в книгу, является математическое моделирование типов поведения (см., например, Heiligenberg, 1974; McFarland, 1974). Применение математических моделей и теории управляющих систем для воспроизведения сложных взаимодействий между переменными, влияющими на поведение, в последние годы все больше расширяется: к их использованию особенно склонны этологи по образованию. Если удастся избежать некоторых «ловушек», затрудняющих применение этих моделей в психологии, то такой подход обещает дать бóльшую точность в установлении связей между поведением, с одной стороны, и предшествующими ему явлениями и его последствиями — с другой. При этом предполагается, что будут поставлены необходимые эксперименты. Поскольку модели в большинстве своем достаточно сложны, их обсуждение выходит за рамки настоящей книги. Если развитие этого направления будет идти такими же темпами, как и теперь, то авторам будущих книг придется искать какой-то способ отражения соответствующего материала.

Глава 10

СЕНСОРНО-ПЕРЦЕПТИВНЫЕ СИСТЕМЫ И ФУНКЦИИ

Мы живем в сложном и постоянно изменяющемся мире. Все организмы должны обладать способностью обнаруживать эти изменения и реагировать на них таким образом, чтобы в конечном счете это благоприятствовало их приспособленности (выживанию и размножению). Функция сенсорно-перцептивных систем заключается в том, что они выявляют в окружающей среде те или иные изменения (стимулы) и инициируют такие изменения в организме, которые обеспечивают в нужный момент адаптивную ответную реакцию. При возбуждении сенсорные органы вызывают множество залпов электрической активности (импульсов, или потенциалов действия), которые передаются в центральную нервную систему и в конце концов ведут к возникновению адаптивной реакции.

Число потенциальных стимулов во внешней среде огромно. Если бы организм реагировал на все эти стимулы, то он не только бесполезно растрачивал бы энергию, но и подвергался бы непрерывной бомбардировке беспорядочной смесью значимых и незначимых воздействий. Поэтому организмы приспособились таким образом, что они реагируют на одни типы раздражений и не отвечают на другие. Тот факт, что данный организм нечувствителен к одним потенциальным стимулам, возможно, имеет почти такое же важное значение, как и то, что он чувствителен к другим. Избирательный характер функционирования сенсорных устройств и неизбежно возникающие при этом «слепые пятна» — это результат действия естественного отбора, которому подвергались предки данного организма. В итоге организм воспринимает «огромное множество» стимулов с помощью «бедного набора рецепторов» (Dethier, 1971, p. 706).

Под воздействием различных комбинаций селективных сил, поразному влияющих на разные организмы, сенсорные системы различных животных сильно дивергировали. Если мы хотим понять поведение особей того или иного вида, мы должны узнать природу стимулов, на которые они реагируют или, наоборот, не реагируют, т. е. понять их собственный перцептивный мир. Каждый организм имеет свой особый перцептивный мир, который Якоб фон Юкскюлль в монографии, написанной им в 1934 г. («Путешествие в мир животных и людей. Иллюстрированное описание невидимых миров»), назвал «окружением» (Umwelt). «Первая задача при исследовании Umwelt состоит в идентификации всех воздействий ок-

ружающей среды, характерных для каждого животного ключевых стимулов и в построении из них мира, специфического для данного животного» (von Uexküll, 1934, р. 13).

У человека, как и у других видов, сформировался собственный набор сенсорных систем. Это создает определенные трудности при проведении опытов, поскольку стимулы, существенные для Umwelt и поведения изучаемого вида, могут сильно отличаться от соответствующих стимулов экспериментатора. Частота звуков, издаваемых летучими мышами и многими видами грызунов, слишком высока для нашего уха; мы можем их обнаруживать только с помощью специальных приборов. Медоносные пчелы чувствительны к лучам, которые люди называют «ультрафиолетовыми», и к поляризации световых волн. Если мы хотим успешно изучать поведение животных, мы должны знать и о сенсорных способностях разных видов, и о своих собственных ограниченных возможностях в этом отношении. Обычно экспериментаторы пользуются специальной аппаратурой, повышающей их чувствительность к стимулам, важным для изучаемого организма.

Животные различаются между собой не только в отношении стимулов, к которым они чувствительны, но также и по способности использовать получаемую сенсорную информацию. Часто эти способности совсем не такие, как у человека. Рассмотрим, например, осьминога (Wells, 1961). Мы знаем, что осьминоги воспринимают даже небольшие различия в весе предметов, которые они схватывают, так как при этом у них можно обнаружить соответствующие компенсаторные изменения. Однако осьминоги, по-видимому, не могут обучиться задаче на дифференцировку, в которой они должны дать определенную реакцию на различие в весе предметов. Таким образом, информация, поступающая в сенсорную систему осьминога, не может быть использована для выработки у них дифференцировки. Осьминоги плохо воспринимают и форму предметов. В то же время они обладают удивительной способностью различать текстуру поверхности предметов. Уэллс исследовал способность осьминогов дифференцировать предметы одинакового веса, но с разным расположением бороздок на поверхности. Животные прекрасно научались различать предметы в зависимости от доли поверхности, покрытой бороздками, но, по-видимому, совсем не могли научиться дифференцировать направление бороздок, что для человека не составляет никакого труда. Работая с различными животными, мы должны очень осторожно делать заключения не только о чувствительности их сенсорных систем, но и о том, каким образом они используют тот или иной сенсорный вход.

В этой главе мы рассмотрим сенсорно-перцептивные способности и функционирование соответствующих систем у разных животных. Хотя некоторые авторы разделяют вопросы, связанные с сенсорной чувствительностью и с восприятием (перцепцией), мы

рассмотрим их вместе. Сенсорно-перцептивные системы функционируют как единое целое. Часто рецепторы находятся под строгим контролем центральной нервной системы. Между ощущением и восприятием нет четкой границы. В «фильтрации» входных сенсорных сигналов может участвовать вся афферентная система, пропускающая к высшим центрам только часть информации. Так, Марлер (Marler, 1963) высказал предположение, что избирательность, столь характерная для видоспецифического поведения, вероятно, в значительной степени связана с работой механизмов, действующих в периферической, а не в центральной нервной системе. Компоненты «врожденного разрешающего механизма» (ВРМ), возможно, распределены по всей сенсорной системе, а не сосредоточены только в мозгу.

Так как почти во всех университетах имеются специальные курсы, посвященные восприятию, ощущению и физиологической психологии, в этой главе мы рассмотрим только сравнительный аспект функционирования сенсорно-перцептивных систем, а не сами механизмы ощущения и восприятия.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ОЩУЩЕНИЯ И ВОСПРИЯТИЯ У ЖИВОТНЫХ

Как указал Юкскюлль, первая задача при изучении ощущения и восприятия состоит в идентификации стимулов, на которые реагируют животные разных видов. Начнем с рассмотрения различных методов, помогающих исследователям в их попытках понять Umwelt животных. Поскольку животные не могут сказать нам, что именно они воспринимают, приходится применять непрямые методы исследования.

Вторая задача заключается в том, чтобы определить, какой именно из стимулов, способных вызвать реакцию животного, контролирует тот или иной тип поведения. Чтобы найти ответ на этот вопрос, используются несколько иные методы.

Методы исследования сенсорных способностей

Анатомические методы. Предварительные сведения о сенсорных способностях животного можно получить на основе данных по анатомии его сенсорных систем. Хотя иногда трудно выводить функцию из структуры, анатомия тем не менее дает нам некоторую информацию относительно ограничений и адаптивных возможностей определенных сенсорных систем. Можно ожидать, что у ночных животных, обычно имеющих большие глаза, и у подземных форм с редуцированной зрительной системой зрение будет различным. У хищников и древесных животных отмечается тенденция к расположению глаз на передней стороне головы, потому

что для восприятия глубины очень важно, чтобы поля зрения двух глаз перекрывались. У животных, которые могут служить добычей, глаза располагаются обычно ближе к бокам головы, обеспечивая максимальный обзор окружающего пространства. Глаза ночных ящериц, птиц и млекопитающих имеют крупный хрусталик, концентрирующий свет с большей площади зрачка. У дневных представителей тех же классов глаза меньше и приспособлены к более тонкому различению стимулов (Marler, Hamilton, 1966).

Электрофизиологические методы. Поскольку стимулы вызывают изменения электрической активности мозга, эту активность можно регистрировать и таким способом определять природу тех стимулов, к которым организм потенциально чувствителен. Роллс (Ralls, 1967) регистрировала слуховые вызванные потенциалы в заднем двухолмии у нескольких видов мелких грызунов. Она обнаружила, что по сравнению с человеком они реагируют на тоны значительно более высокой частоты (т. е. большей высоты). Животные нередко воспринимают звуки с частотой вплоть до 70 кГц, тогда как предельная частота для человека — 20 кГц. При интерпретации электрофизиологических данных следует проявлять осторожность. Хотя эти данные и свидетельствуют о том, что нервная система отвечает на определенные стимулы, только поведенческие реакции могут показать, что животное действительно использует получаемую информацию. Например, в опытах с мышами было установлено, что ультразвук влияет на их поведение (Brooks, Banks, 1973).

Измерение видоспецифических реакций. Информацию о сенсорных способностях тех или иных видов животных можно получить, определяя влияние различных стимулов на естественные поведенческие акты. Преимущество этой методики заключается в том, что она не требует длительного периода предварительной тренировки.

Для исследования остроты зрения грызунов рода *Peromyscus* Кинг и Вестал (King, Vestal, 1974) использовали *оптокинетическую реакцию.* Мышей помещали в металлический барабан (рис 10.1), на внутренней поверхности которого были вертикальные черные и белые полосы. При вращении барабана многие виды животных начинают медленно поворачивать голову и туловище, стараясь следить глазами за движением полос. При широких, хорошо различимых полосах у мышей обнаруживалась четкая оптокинетическая реакция. Если же полосы узкие, то при движении барабана они становятся неразличимыми и сливаются в сплошной серый фон. При этом слежения не происходит. Оказалось, что разрешающая способность зрения мышей составляет около 5′ (60″ = 1′; 60′ = 1°; 360° — полный круг).

Измерение приобретенных реакций. Для определения сенсорных способностей животных достаточно часто используется измерение различных приобретенных реакций. Во многих исследованиях регистрируется наличие или отсутствие условных реакций на

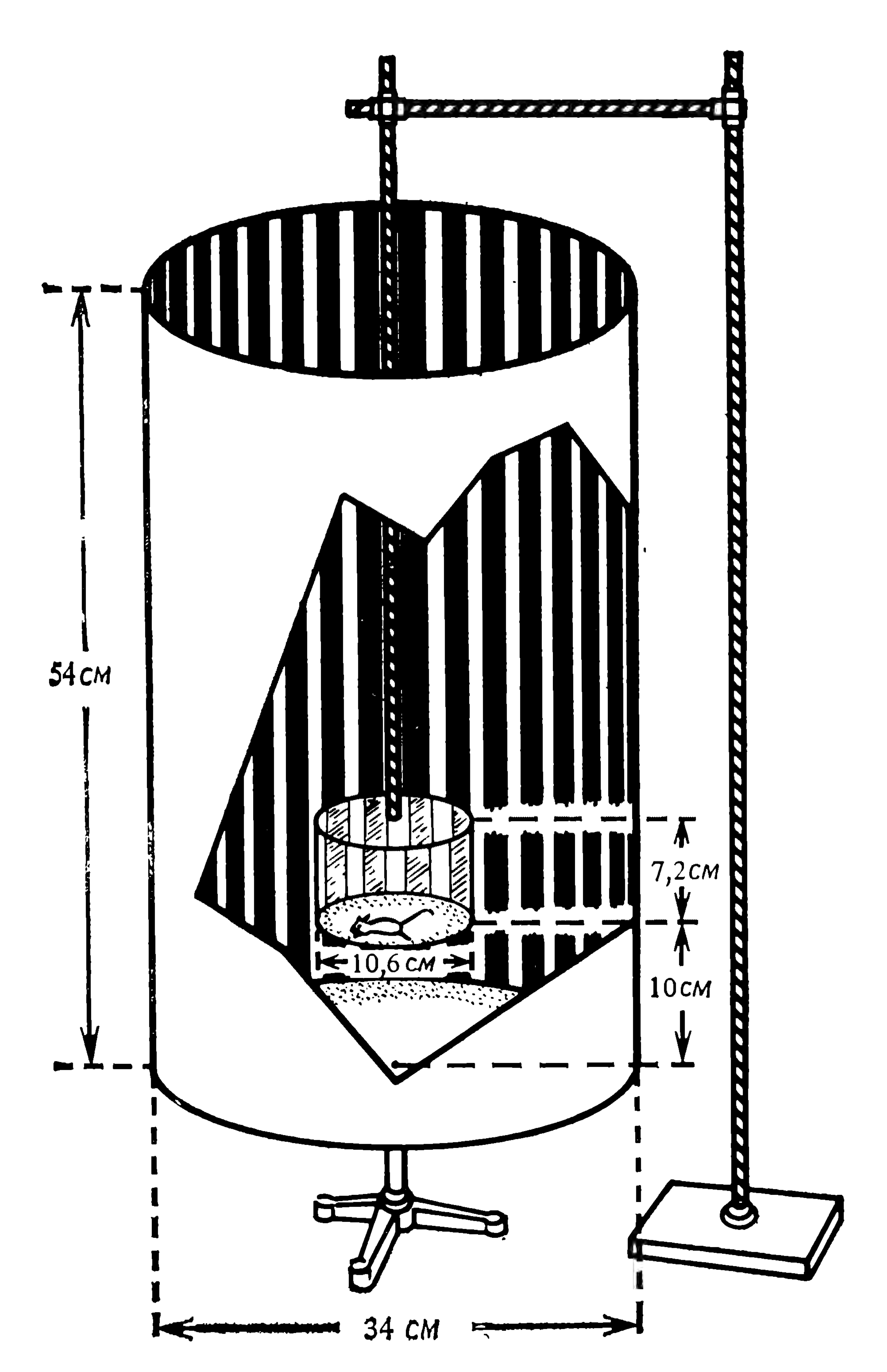


Рис. 10.1. Прибор для измерения оптокинетической реакции у мышей. Цилиндр с мышью прикреплен к отдельной подставке и висит во вращающемся барабане, поэтому при вращении полосы движутся вокруг неподвижной клетки с животным. (Vestal, King, 1968.)

стимулы с различными физическими параметрами. Вместо этого можно натренировать животное по-разному реагировать в зависимости от наличия или отсутствия какого-либо раздражителя. Это позволит нам оценить предельные возможности органов чувств животного. Лиссман и Мэчин (Lissman, Machin, 1958) применили такой метод для доказательства того, что электрические рыбы используют электрорецепторы для обнаружения металлических предметов, когда их невозможно воспринять другими органами чувств. Шустерман и Балье (Schusterman, Balliet, 1970) обучили морских

львов издавать серию щелкающих звуков (коротких звуковых импульсов) при виде полосатой мишени и молчать, когда им предъявляли однотонную серую мишень. Таким образом исследователи смогли изучить способность морских львов различать узкие полосы. Обнаруженная ими острота зрения оказалась близкой к величине, определенной для мышей Кингом и Весталом, — 5,5′.

Для исследования сенсорно-перцептивных систем применяют и более сложные методы, связанные с выработкой оперантных условных реакций. Чтобы изучить способность голубей различать запахи (Henton et al., 1966), использовали методику *условнорефлекторного подавления реакции клевания*. По этой методике на первом этапе животное обучают выполнять определенное оперантное задание. В тех случаях, когда клевание подкрепляется пищей, голуби легко научаются клевать маленький диск. Если режим подачи подкрепления составлен правильно, то устанавливается стабильная частота таких клеваний. После достижения стабильного уровня ответов начинается обучение подавлению реакции. Птице предъявляется некий стимул, после чего следует удар электрическим током. Хотя этот удар неизбежен, птица перестает клевать при появлении условного раздражителя. Изменяя параметры стимула и определяя, подавляется ли при этом реакция клевания, можно исследовать сенсорные способности данного вида птиц. Зачем нужно использовать столь сложный метод? Дело в том, что методика условнорефлекторного подавления реакции клевания характеризуется большой чувствительностью. Хентон и его сотрудники нашли, что голуби реагируют на запахи, тогда как в большинстве более ранних исследований, выполненных с использованием более простых методов, не удалось выявить такой реактивности.

Не менее интересную методику, названную «прослеживанием», разработал Бло (Blough, 1961). Вернемся к ситуации, когда голубь клюет диск для получения пищевого подкрепления. Теперь мы несколько усложним обстановку, дав птице два диска и поставив за ширмой реле. Птицу обучают клевать один из дисков (*А*), когда она видит свет, и другой (*Б*) — когда света нет. Релейная схема устроена таким образом, что после каждого удара клювом по диску *А* интенсивность света немного снижается, а при ударе по диску *Б* — возрастает. Что же при этом получается? Если мы вначале включим яркий свет, то голубь будет непрерывно клевать диск *А* и свет начнет медленно, но неуклонно ослабевать. В конце концов птица перестает воспринимать свет. Тогда она приступает к клеванию ключа *Б* и свет с каждым ударом клюва делается все ярче и ярче, но только до тех пор, пока голубь не начнет воспринимать свет и не перейдет к клеванию диска *А*. Используя эту методику и имея соответствующее оборудование для регистрации реакции клевания, можно добиться, что голубь будет сам строить график, как бы «прослеживая» изменения порога чувствительно-



Рис. 10.2. Кривая темновой адаптации голубя, полученная в течение первого часа после его помещения в темноту. По ординате отложена яркость светового пятна, выраженная в логарифмах микромикроламбертов. (Blough, 1955.)

сти. Этот метод особенно полезен для прослеживания изменений этого порога во времени, например в процессе темновой адаптации (рис. 10.2) или при введении какого-либо лекарственного вещества. При этом изменения порога чувствительности непрерывно регистрируются.

Методы выявления стимулов, вызывающих определенные формы поведения

К важным функциям сенсорных систем животных относится коммуникация, поэтому не удивительно, что методы, используемые для выявления стимулов, эффективных в отношении определенных форм поведения, в значительной мере совпадают с теми, которые применяются при изучении коммуникации у животных (см. гл. 6).

Корреляция. С помощью корреляционных методов можно судить о достоверности ассоциации во времени какого-либо сигнала и определенного поведенческого акта. Например, Сэйлс (Sales, 1972) заметил ассоциацию между ультразвуковыми сигналами, издаваемыми грызунами при ухаживании и спаривании, и наблюдаемой у них в это время специфической формой поведения

Экспериментальное видоизменение стимулов или сигналов. Распространенным методом изучения эффективных стимулов является экспериментальное воспроизведение или видоизменение сигнала. Классический пример — выявление этологами эффективных раздражителей с помощью моделей, например исследование влияния на поведение самца колюшки красного брюшка модели Чтобы проанализировать, насколько эффективно та или иная особенность песни птицы вызывает определенное поведение, можно перестроить последовательность ее элементов Так, Эмлен (Emlen, 1972) проигрывал через громкоговоритель, расположенный на территории самца овсянки, записанные на магнитофон нормальные и различным образом видоизмененные песни овсянок. Интересный спо-

соб получения видоизмененных сигналов животных представляет собой межвидовая гибридизация, например скрещивание лягушек разных видов (Bogert, 1960; Gerhardt, 1974).

Нарушения в сенсорных системах. Один из методов изучения эффективных стимулов заключается в том, что в сенсорной системе вызывают нарушения путем повреждения или удаления нервной ткани, а затем наблюдают за последствиями такого воздействия. Для изучения возможной роли обонятельных стимулов в спаривании хомячков Марфи и Шнейдер (Murphy, Schneider, 1970) удаляли у самцов обонятельные луковицы (см. рис. 11.2). В результате такой операции у животных исчезала как обонятельная чувствительность, так и поведенческие реакции, связанные со спариванием. Подобные результаты трудно интерпретировать, так как при операции разрушается не только сенсорный вход, но и участок нервной ткани. Обонятельную чувствительность можно устранить на периферическом уровне, вводя в носовые ходы токсичные химические вещества. Результаты применения таких методов для решения вопроса о контроле поведения, связанного со спариванием, у хомячков оказались противоречивыми (Powers, Winans, 1973; 1975; Doty, Anisko, 1973).

КРАТКИЙ ОБЗОР НЕКОТОРЫХ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ

Теперь мы кратко рассмотрим некоторые из сенсорных систем и их функционирование у разных животных. Мы коснемся различных сенсорных модальностей и приведем ряд интересных примеров их функции. Для более полного знакомства с сенсорными системами животных следует обратиться к обзору Хесса (Hess, 1973) и помещенным в нем ссылкам.

Зрение

Многие простейшие и кишечнополостные обладают только диффузной чувствительностью к свету, при которой глазок способен различать лишь общий уровень освещенности. У более сложных организмов развились самые разнообразные светочувствительные органы. Сложные глаза многих насекомых состоят из большого числа единиц, называемых *омматидиями*, которые ориентированы параллельно друг другу и имеют на одном конце светочувствительный участок, а на другом — афферентное волокно, идущее в центральную нервную систему (рис. 10.3). Глаза головоногих моллюсков (таких, как осьминоги) и позвоночных представляют собой замечательный пример конвергентной эволюции. У этих животных глаз устроен наподобие фотокамеры и снабжен линзой, диафрагмой и светочувствительным слоем.

Животные сильно различаются по остроте зрения, т. е. по способности обнаруживать стимулы малых размеров. В то время как

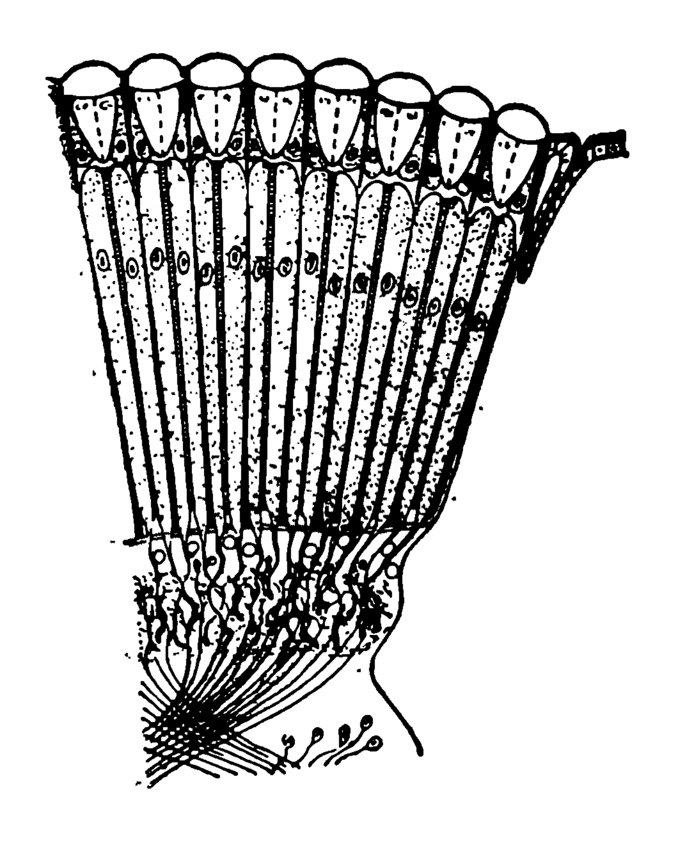


Рис. 10.3. Структура сложного глаза насекомого; показано также строение омматидия. (Snodgrass, 1935.)

грызуны рода *Peromyscus* и морские львы, о которых говорилось выше, могут различать углы величиной примерно 5′, человек видит угол, равный 1′ Острота зрения некоторых птиц, например соколов, по-видимому, в несколько раз выше, чем у человека (Fox et al., 1976). Белые крысы не различают объектов, видимых под углом менее 1°. Удивительно, что млекопитающее с такой низкой остротой зрения стало объектом многочисленных психологических исследований, посвященных зрительным дифференцировкам.

Цветовое зрение — это способность различать зрительные раздражители с разной длиной волны. Диапазон эффективных длин волн неодинаков у разных животных, причем одни из них чувствительны к ультрафиолетовому свету, а другие нечувствительны к красной области спектра. Способность различать разные длины волн (цветовое зрение) также варьирует. Используя метод «шахматной доски», суть которого состоит в том, что медоносные пчелы должны прилетать к кормушкам, расположенным на квадратах разного цвета, фон Фриш показал, что пчелы могут различать четыре группы цветов. Наличие цветового зрения было показано у некоторых видов головоногих моллюсков, рыб, амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих. У большинства грызунов и зайцеобразных (кролики и др.), исключая белок, по-видимому, нет цветового зрения. У дневных животных оно обычно развито лучше, чем у ночных.

Классический пример исследования сенсорной системы представляет собой работа Леттвина и др. (Lettvin et al., 1959), озаглавленная «Что говорит глаз лягушки ее мозгу?». Эти исследователи вводили в мозг лягушки тонкие металлические электроны, с помощью которых регистрировали возникавшую в сетчатке электрическую активность, а затем помещали в поле зрения животного различные раздражители (рис. 10.4). При этом было обнаружено, что зрительная система лягушки содержит клетки пяти типов:

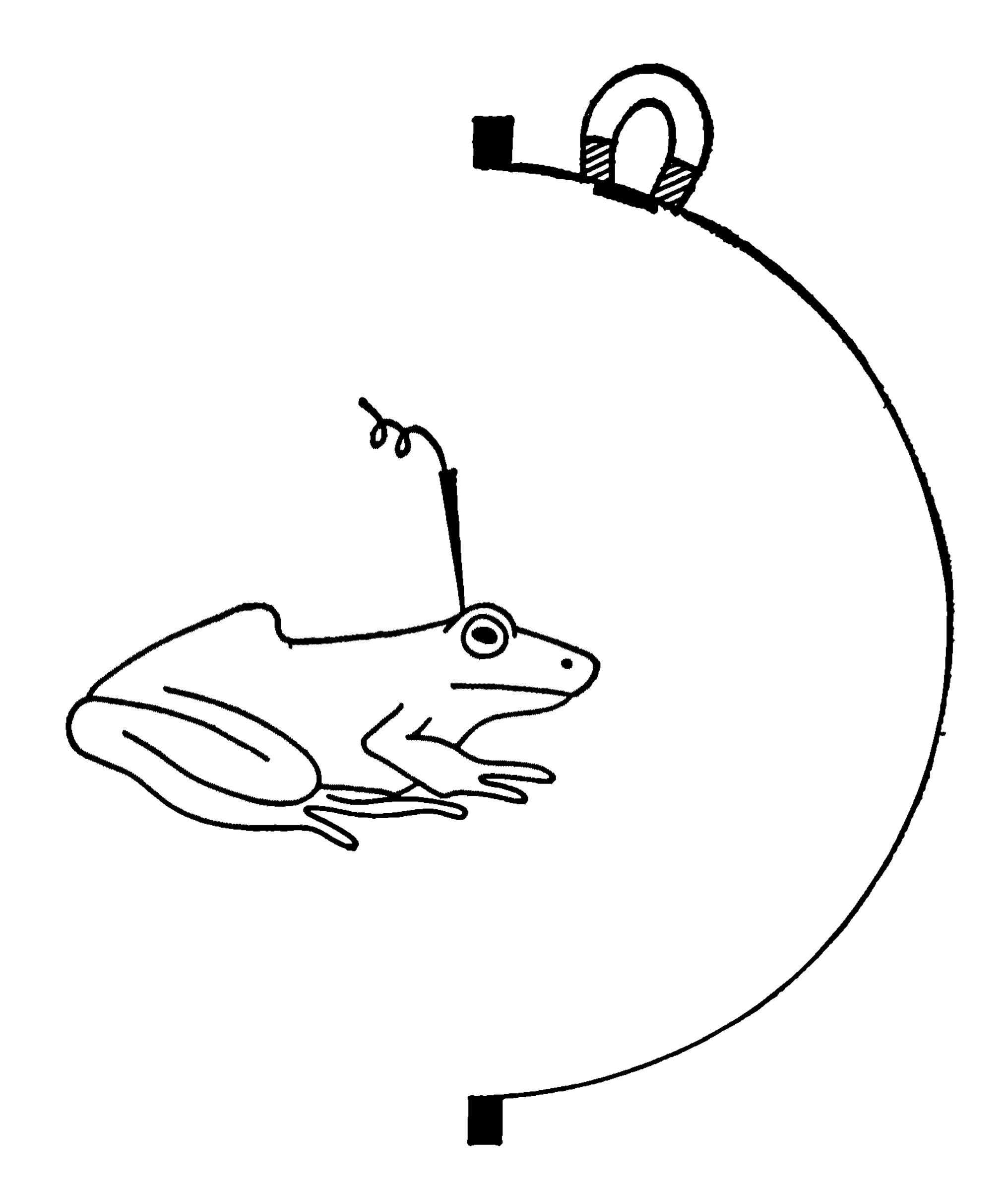


Рис. 10.4. Схематическое изображение установки для исследования зрительной системы лягушки. Лягушка с вживленными электродами видит перед собой половину внутренней стороны цилиндра. С помощью магнита, передвигаемого по наружной стороне цилиндра и невидимого для животного, в поле зрения лягушки можно перемещать мелкие объекты. (Maturana et al., 1960.)

Тип 1. Детекторы неподвижной границы. Эти нейроны максимально реагируют на края мелких объектов, которые входят в поле зрения и остаются неподвижными.

Тип 2. Детекторы закругленного края. Эти нейроны дают максимальную реакцию на маленькие темные пятна с закругленными краями, перемещающиеся к центру поля зрения.

Тип 3. Детекторы движущейся границы. Эти нейроны реагируют в наибольшей степени в то время, когда граница освещенности то появляется, то исчезает из поля зрения.

Тип 4. Детекторы снижения освещенности. Эти нейроны реагируют в максимальной степени, когда интенсивность света снижается.

Тип 5. Детекторы темноты. Активность этих нейронов обратно пропорциональна интенсивности света — чем ярче свет, тем слабее они реагируют.

В указанной работе описано несколько интересных особенностей зрительной системы лягушки. Часто исходят из предположения, что функция сенсорного органа, в данном случае сетчатки, заключается в получении сенсорного входного сигнала и передаче его относительно верного образа в мозг, где информация обрабатывается. Однако ясно, что это не так. У лягушки сетчатка играет важную роль в обработке информации, которая поступает в мозг уже в сильно переработанной форме.

Интерес исследователей сосредоточился на детекторах закругленного края, получивших шутливое название «детекторы букашек». Так как в сетчатке лягушки есть группа нейронов, избирательно чувствительных к таким стимулам, лягушка, по-видимому,

может осуществлять очень быстрые ответные реакции, необходимые при ловле летающих насекомых. Подобная сенсорная система должна не только обеспечивать максимальную скорость реакций, но и отфильтровывать несущественную информацию, предотвращая «бомбардировку» мозга ненужными сведениями. Это достигается, разумеется, за счет потери гибкости: информация, утраченная в сетчатке, никогда уже не попадает в мозг, так что зрительная система лягушки лишена той гибкости в использовании зрительного входа, которая свойственна, например, млекопитающим.

Зрительная система функционирует в самых различных ситуациях, в том числе при поиске пищи, избегании хищников, исследовательской деятельности, а также в процессе регуляции циркадных ритмов. С точки зрения общественных отношений зрительные сигналы многих животных составляют важный аспект системы коммуникаций, особенно у дневных форм, живущих на открытых пространствах.

Слух

К слуховым относятся такие системы, которые избирательно реагируют на относительно высокочастотные вибрации, происходящие в разных средах, включая воздух и воду. Насекомые различают звуки с помощью довольно простых волосков (сенсилл), сложных тимпанальных органов, антенн и других приспособлений. У разных видов насекомых тимпанальные органы расположены в груди, конечностях или в основании крыльев. У позвоночных эволюция сложных слуховых систем начинается только на уровне рыб, и многие виды рыб, рептилий, птиц и млекопитающих обладают значительной способностью к слуховой рецепции. Птицы реагируют на высокочастотные звуки и локализуют звуки лучше, чем рыбы, амфибии и рептилии. Ухо млекопитающего характеризуется наличием ушной раковины (часто называемой просто ухом), тремя косточками в среднем ухе и закрученной улиткой.

При изучении эволюции слуха у млекопитающих Хефнер и др. (Heffner et al., 1969) исследовали слуховую чувствительность опоссума, ежа, тупайи и галаго, применяя методику условнорефлекторного подавления реакции. Они пришли к выводу, что у большей части млекопитающих, за исключением гоминид, слуховые системы чувствительны к высоким частотам, по крайней мере до 32 кГц. Из 19 изученных ими видов только у шимпанзе и человека отсутствовала чувствительность к высоким частотам. Человек в большей степени, чем другие виды, чувствителен к тонам низкой частоты. Хефнер и др. (Heffner et al., 1969; p. 21) сделали заключение, что «древние предки человека должны были подвергаться сильному и постоянно действующему давлению отбора на чувствительность слуховых систем к низким частотам».

Ночные бабочки имеют специальные адаптации для обнаружения и избегания приближающихся летучих мышей (Roeder, 1967; Roeder, Treat, 1961). Чтобы записать электрическую активность отдельных волокон в нервах, идущих от уха ночной бабочки, Рёдер и Трит перенесли на Массачусетские холмы около 120 кг оборудования. Они следили за этой активностью, усиливая выходные сигналы и подавая их на громкоговоритель. Бабочки обнаруживали летучих мышей на расстоянии около 30 метров, проявляя таким образом более высокий уровень чувствительности по сравнению с летучими мышами и с самыми лучшими микрофонами, имевшимися в распоряжении Рёдера и Трита. Услышав издали летучую мышь, бабочка летит в противоположном направлении. Если при нападении летучая мышь оказывается совсем близко, бабочка применяет обманный маневр «ныряния», чтобы избежать хищника.

Главная функция слуховой системы заключается в обеспечении внутривидовой коммуникации. Мы уже обсуждали пример пения птиц. «Песни» китов-горбачей слышны на значительных расстояниях, причем отдельные их элементы длятся от 7 до 30 минут (Payne, McVay, 1971). Сверчки издают звуки, выполняющие разные функции, в том числе функции ухаживания и охраны территории (Alexander, 1968). Проигрывая запись этих звуков, Улагарадж и Уокер (Ulagaraj, Walker, 1973) привлекали к громкоговорителю медведок.

Благодаря развитию акустической техники нам открылась целая область «ультразвуковой коммуникации», недоступной для человеческого уха. Ультразвуковая коммуникация свойственна грызунам и используется ими в разных случаях. Брукс и Бэнкс (Brooks, Banks, 1973) нашли, что у копытных леммингов ультразвуки издают и новорожденные детеныши, и взрослые зверьки (при спаривании, обнаружении хищника и в ходе агонистических столкновений). Выделено 6 типов ультразвуковых сигналов. У лабораторных крыс самец после эякуляции исполняет ультразвуковую «песню» частотой 22 кГц (Barfield, Geyer, 1972). Особое внимание было уделено ультразвуковым сигналам новорожденных. Новорожденные грызуны, по-видимому, производят ультразвуковые сигналы двух типов (Noirot, 1972). Сигналы одного типа издаются при охлаждении и побуждают родителя отыскать и вернуть в гнездо выпавшего детеныша. Сигналы другого типа испускаются при необычной тактильной стимуляции и, по-видимому, заставляют взрослых особей прекращать грубое обращение с детенышем или агрессивную реакцию.

Интересная система коммуникации была описана у древесной лягушки *Eleutherodactylus coqui* (Narins, Capranica, 1976). Каждый вечер от заката до полуночи самцы издают двусложный звук «ко-ки». Два слога этого сигнала имеют разное функциональное значение. Слог «ко» адресуется самцам и служит для регулирова-

ния территориальных отношений, тогда как слог «ки» — это часть сигнала, привлекающая самок. Такие различия в функциональном назначении двух тонов этого звука отражают различия в области наибольшей слуховой чувствительности у обоих полов. Подобная половая дифференциация слуховой системы представляет собой еще один пример того, в какой степени сенсорная информация может обрабатываться уже на периферии и как она приспособлена для специфических функций.

Химические чувства

Общая химическая чувствительность, за которую ответственны относительно мало дифференцированные сенсорные органы, обнаруживается даже у самых примитивных животных. Вкус характеризуется большей чувствительностью, чем общее химическое чувство, и обычно функционирует по типу контактной рецепции. Органы обоняния — наиболее развитого химического чувства — реагируют на химические вещества, диффундирующие (часто в очень низких концентрациях) от источника, удаленного от животного. Чувства вкуса и запаха дифференцированы у насекомых и имеются у большинства видов позвоночных. При исследовании химических чувств возникают трудности, связанные с подготовкой стимулов и контролем за их действием, а также с тем, что по сравнению с другими организмами человек обладает в целом более низкой чувствительностью к химическим веществам.

Детье и его коллеги (см., например, Dethier, 1971) провели многочисленные исследования вкусовой чувствительности падальной мухи. У этой мухи точно подсчитано число вкусовых волосков: 245—253 из них расположены на разных частях ротового аппарата, 3120—на шести конечностях и 65—67 на внутренней поверхности рта. Возможности вкусовых ощущений у всех этих волосков почти одинаковы. Каждый волосок иннервируется пятью чувствительными нейронами. Один из этих пяти нейронов реагирует на механические раздражения; остальные четыре — вкусовые рецепторы, один из которых предназначен для воды, один — для сахара и два — для соли. Когда насекомое встречает сложное вещество, между рецепторами разных типов возникают значительные периферические взаимодействия. Читателю, который хотел бы познакомиться с хорошо написанным и увлекательным рассказом о первом этапе исследовательской работы Детье и о «закулисной жизни» в науке, мы советуем посвятить вечер книге Детье «Познать муху» (Dethier, 1962).

У многих видов змей новорожденные детеныши, еще не получавшие пищи, реагируют молниеносным движением языка и атакующим движением тела на водные экстракты из кожи мелких животных. Межвидовые различия в такой реактивности соответствуют пищевым предпочтениям этих видов (Burghardt, 1967).

Хорошо известно, что лососи возвращаются для размножения в ту реку, где они появились на свет. Нередко такие миграции связаны с преодолением значительных трудностей, так как рыбам приходится плыть против течения, через плотины, а также через места, населенные хищниками. Каким же образом лосось определяет, в какую реку ему надо вернуться? Данные, свидетельствующие о химической природе этого выбора, представляются достаточно убедительными. Шольц и др. (Scholz et al., 1976) провели на молодых лососях эксперимент по «запечатлению» химических веществ, которые впоследствии были добавлены в воду нескольких рек, впадающих в озеро Мичиган. Было показано, что такое раннее химическое «запечатление», под влиянием которого рыба выбирает соответствующую реку, действует в течение длительного времени.

Феромоны. Феромоны — это химические сигналы, с помощью которых осуществляется обмен информацией между разными особями одного вида (внутривидовая коммуникация). Их следует отличать от *алломонов,* которые служат сигналами при межвидовом общении, и *гормонов* — химических веществ, связывающих между собой разные органы одного организма, а также от других химических стимулов, не выполняющих коммуникативной функции (например, таких, которые связаны с выбором пищи и местообитания). Обычно различают две главные категории феромонов (см., например, Bronson, 1971). *Сигнализирующие феромоны* оказывают более или менее быстрое воздействие на поведение животного-реципиента. Напротив, *запускающие феромоны* включают гормональную активность, которая внешне — в виде изменений поведения — может проявиться только позднее.

Первые исследования по феромонам насекомых были обобщены Уилсоном (Wilson, 1965). У медоносной пчелы имеется 11 различных желез, секретирующих феромоны. Пожалуй, самый наглядный пример феромона насекомых — это половой аттрактант тутового шелкопряда (*Bombyx mori*). Антенны самца настолько чувствительны к нему, что для запуска нервного импульса достаточно всего одной молекулы полового аттрактанта (бомбикола), выделяемого самкой. Если же в течение одной секунды генерируется примерно 200 импульсов, то самец начинает искать полового партнера, двигаясь против ветра (Schneider, 1974). В последнее время выделено и идентифицировано множество феромонов насекомых.

Существует немало хороших обзоров по феромонам млекопитающих (например, Gleason, Reynierse, 1969; Eisenberg, Kleiman, 1972; Thiessen, Rice, 1976). Источниками феромонов у разных животных могут быть кал и моча, а также секреты огромного числа желез, расположенных на различных участках тела. Феромоны распространяются при нанесении их в качестве метки на те или иные предметы, тело партнера по группе или собственное тело, а

также при их выделении в воздух. У разных животных феромоны передают информацию разного содержания, в том числе сигналы о принадлежности данного животного к тому или иному виду, расе и полу, а также о его репродуктивном статусе; с помощью феромонов животные идентифицируют отдельных особей, их возраст и настроение. Феромоны воздействуют на репродуктивное (половое или материнское) и другие формы общественного поведения (избегание контактов и подчинение, агрессивность и доминирование, а также маркировка запахом) (Eisenberg, Kleiman, 1972).

Три классических эффекта, обусловленных воздействием феромонов на репродуктивное поведение мышей, получили свои названия по описавшим их авторам;

Эффект Ли — Бута. В норме эстральный цикл домовой мыши длится 4—5 дней. Если самок содержат группами, регулярная цикличность у них прекращается и обнаруживается спонтанная «ложная беременность» (van der Lee, Boot, 1955). В этом явлении участвуют феромоны.

Эффект Уиттена. Если самца мыши или его экскременты помещают в клетку к самкам, то это вызывает у них синхронизированные эстральные циклы с пиком на третью ночь после появления стимула (Whitten, 1956).

Эффект Брюса. Если самок, уже спарившихся с одним самцом, подсадить к другому или воздействовать на них его запахом, то у многих из них происходит «блокирование беременности», т. е. ее прекращение вследствие блокады имплантации оплодотворенной яйцеклетки в стенку матки (Bruce, 1960). Есть некоторые данные в пользу того, что блокирование беременности может происходить и после имплантации.

Было показано, что в размножении млекопитающих играет роль множество других феромонов. У хомячков влагалищные выделения оказывают возбуждающий эффект на самцов при спаривании (Johnston, 1975). Феромоны влияют и на скорость полового созревания. Половое созревание самцов мыши ускоряется, если они содержатся вместе с другими самцами, а созревание самок ускоряется в присутствии самцов и замедляется в присутствии самок. Все эти эффекты обусловлены феромонами (Vandenberg, 1969, 1971a; Drickamer, 1974). Данные о возможной роли феромонов в спаривании у макаков-резусов весьма противоречивы (Michael, Keverne, 1968; Goldfoot et al., 1976). Есть сведения о синхронизации и подавлении менструальных циклов у женщин, что, возможно, связано с действием феромонов (McClintock, 1971).

Материнский феромон у лактирующих крыс-самок секретируется в слепую кишку и выделяется вместе с ее содержимым при дефекации. Его функция состоит в привлечении новорожденных к матери и в синхронизации взаимодействия матери и детенышей (Loen, 1974).

Чтобы сравнить распределение мочевых меток доминантных и подчиненных самцов домовой мыши, разделенных проволочной перегородкой, пол клетки застилают фильтровальной бумагой, на которой остаются следы от мочи, а затем рассматривают ее в ультрафиолетовом свете. Доминантные самцы энергично маркируют мочой всю территорию клетки, тогда как подчиненные опорожняют мочевой пузырь только в нескольких местах (Desjardins et al., 1973).

Активные сенсорные системы

Активные сенсорные системы отличаются от рассмотренных выше тем, что организм здесь активно испускает энергию в той или иной форме и воспринимает объекты внешней среды на основе изменений возвращающихся к нему сигналов.

К наиболее известным из активных сенсорных систем относится система эхолокации летучих мышей (см., например, Griffin, 1958; Griffin et al., 1960; Simmons et al., 1975). Используя свои сонарные системы, летучие мыши способны определять размеры, форму, расстояние, направление и передвижение объектов. Издаваемые ими звуки различаются в зависимости от вида животного и обстановки.

Проводя лабораторные исследования в помещениях разных размеров, Гриффин и др. (Griffin et al., 1960) установили, что летучие мыши рода *Myotis* могут в темноте поймать за одну минуту до 10 комаров или 14 плодовых мушек. В процессе охоты характеристики издаваемого летучей мышью звука меняются. На стадии поиска перед обнаружением насекомого звуковые импульсы повторяются каждые 50 или 100 миллисекунд (тысячных долей секунды). Когда же летучая мышь приближается к уже обнаруженному насекомому, происходит постепенное сокращение интервала между импульсами. На конечной стадии, когда летучая мышь находится в нескольких сантиметрах от насекомого, интервал между импульсами становится еще меньше, сокращаясь до 0,5 миллисекунды.

Было также показано, что летучие мыши могут быстро летать по темной комнате, затянутой сетью проводов, не задевая за них.

Системы эхолокации были обнаружены у южноамериканских птиц гуахаро и дельфинов (см., например, Kellogg, 1958, 1961).

Многие виды электрических рыб способны определять местоположение объектов, используя для этого активную электрическую сенсорную систему. С помощью электрических органов вокруг тела рыбы создается электрическое поле. Наличие объектов, проводящих электрический ток лучше или хуже, чем вода, определяется по возникающим искажениям этого поля (рис. 10.5). В процессе эволюции пластиножаберных и костистых рыб (как пресноводных, так и морских) электрические органы возникали

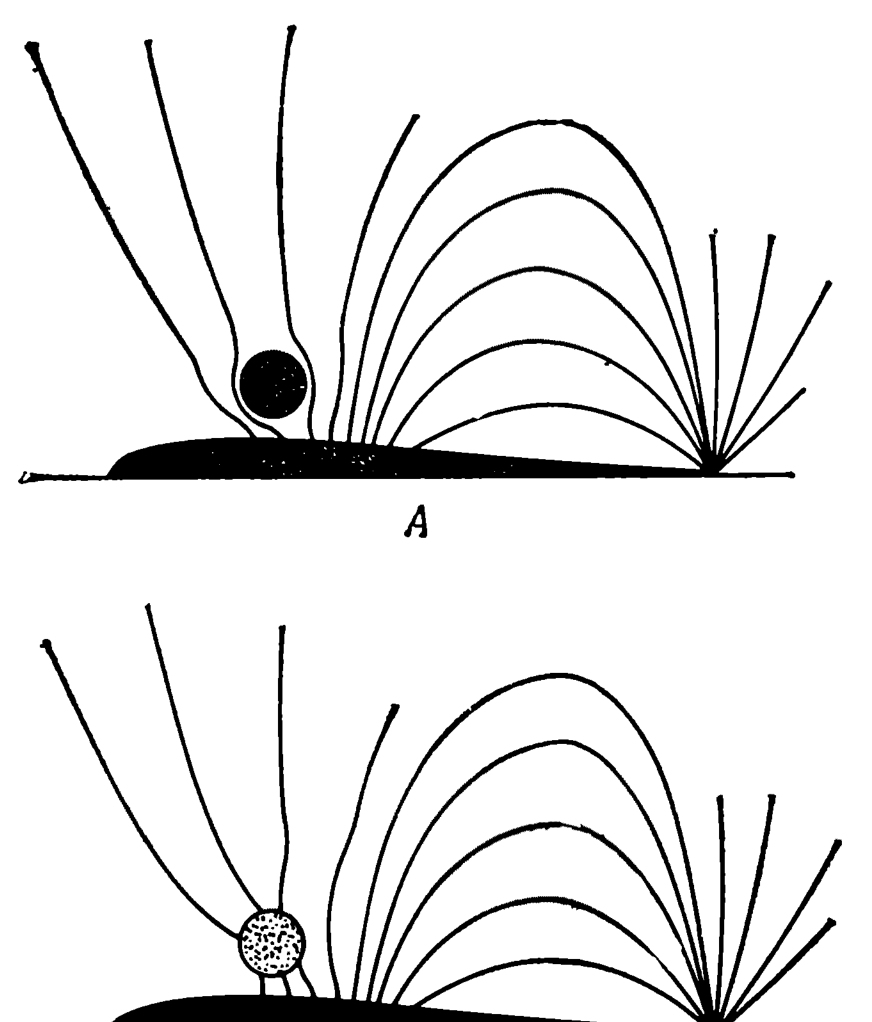


Рис. 10.5. Электрическое поле электрической рыбы в присутствии объекта с низкой проводимостью *(А)* и объекта с высокой проводимостью *(Б)*. Объекты, отличающиеся по своей проводимости от воды, рыба обнаруживает по конфигурации тока, поступающего на электрорецепторы. (Lissmann, Machin, 1958.)

независимо друг от друга по меньшей мере шесть раз. У разных рыб эти органы расположены на различных участках тела, начиная от области вокруг глаз, как у рыбы-звездочета, и кончая хвостом, как у некоторых африканских рыб. Есть рыбы, которые испускают сильные электрические импульсы. Пятисотвольтный удар электрического угря может оглушить лошадь. У других рыб ток настолько слаб, что человек может его обнаружить только с помощью приборов. Такие органы функционируют в основном как сенсорные системы (см. Bennett, 1970). Лисман и Мэчин (Lissmann, Machin, 1958) показали, что электрические рыбы различают предметы только по их электрической проводимости. В то время как у одних видов частота разрядов достаточно постоянна и изменяется главным образом в зависимости от температуры или в результате каких-либо помех, у других эта частота меняется в ответ на множество стимулов, в том числе циклическое изменение освещенности, наличие в воде каких-либо предметов или доступность пищи (Dewsbury, 1966). У многих электрических рыб электрические сигналы выполняют также функцию коммуникации между особями, вероятно, как при репродуктивном, так и при агонистическом поведении (Black-Cleworth, 1970; Hopkins, 1974).

Другие сенсорные системы

В поведении животных важную роль играет также множество других сенсорных систем. Ощущения *боли,* столь обычные для человека, трудно изучать у беспозвоночных. Разумно предположить, что боль ощущается многими животными, поскольку они часто об-

наруживают движения или звуки, свидетельствующие, по-видимому, о боли.

Тактильное чувство, или чувство прикосновения, — еще одна очень распространенная сенсорная модальность. Тактильная чувствительность варьирует у различных видов и в разных частях тела у особей данного вида. Нарушение тактильной чувствительности в области половых органов у крыс и кошек сильно мешает копуляции (Carlsson, Larsson, 1964; Adler, Bermant, 1966; Aronson, Cooper, 1968).

Проприоцепция — это способность определять относительное положение или перемещение частей тела. Сведения об ориентации тела в гравитационном поле Земли поступают от рецепторов равновесия, находящихся в вестибулярной системе, таких, как полукружные каналы млекопитающих. У членистоногих аналогичные функции выполняют разнообразные статоцисты.

Системы инфракрасной чувствительности используются разными видами змей для обнаружения теплокровной добычи. У ямкоголовых змей, включая гремучих, рецепторы инфракрасных лучей расположены между глазами и ноздрями, тогда как у представителей сем. Boidae, в том числе у боа-констриктора, они расположены более диффузно (Gramow, Harris, 1973).

Хотя соответствующие рецепторы пока не идентифицированы, многие виды животных обладают чувствительностью к *магнитному полю,* например к магнитному полю Земли; исследование этого свойства в будущем обещает дать интересные результаты (Russo, Caldwell, 1971; Keeton, 1974a).

РАЗВИТИЕ СЕНСОРНО-ПЕРЦЕПТИВНЫХ СИСТЕМ

У детенышей многих животных обнаруживается хорошо развитая функция восприятия уже при рождении или при первой возможности проведения теста (т. е. в возрасте, когда у них открываются глаза). Но несмотря на то, что способность к восприятию выражена у новорожденных в достаточной степени, она обычно не идет ни в какое сравнение с соответствующей способностью взрослых особей. Для полного развития функции восприятия животному часто бывает необходим предварительный опыт. Как остроумно заметил Фэнц (Fantz, 1965), «восприятие является врожденным у новорожденных и приобретенным у взрослых особей». Хотя в этом утверждении, вероятно, есть небольшая доля эффектного преувеличения, оно в краткой форме выражает истинное положение вещей.

То, что некоторые способности к восприятию развиваются у животных без специального обучения, не должно вызывать удивления. С точки зрения адаптации, вероятно, важно, чтобы молодое животное к моменту, когда оно начинает передвигаться, было способно к сенсорному различению, например к восприятию глубины.

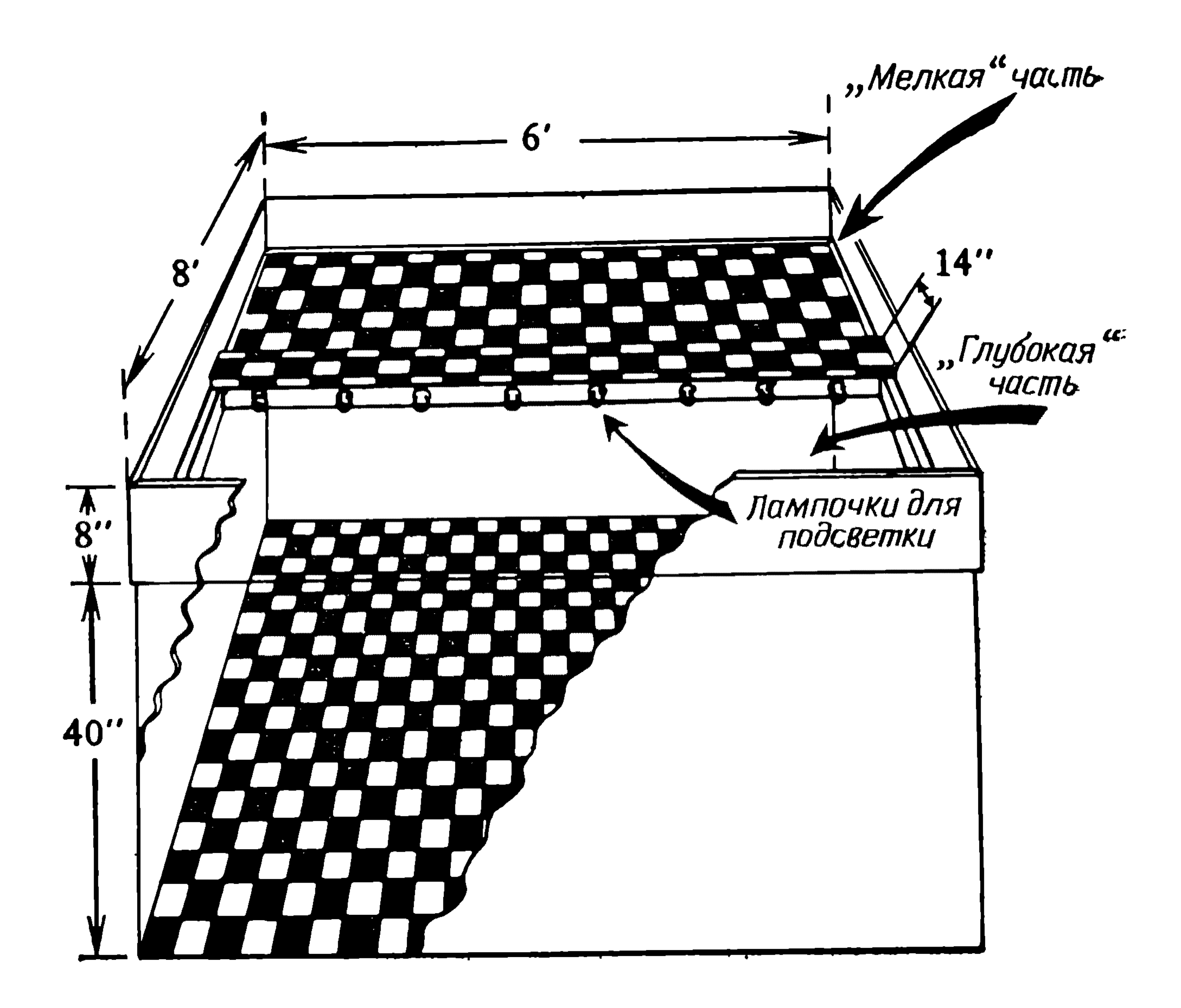


Рис. 10.6. Схематическое изображение установки со «зрительным обрывом» для тестирования крупных животных, таких, как котята, кролики и козы. Шахматный рисунок в «мелкой» части установки лежит непосредственно под стеклом, а такой же рисунок в «глубокой» части — намного ниже. (Walk, 1965.)

Если говорить о механизмах, то даже те из них, которые нам уже известны, позволяют объяснить, каким образом в мозгу происходит формирование «сети», выполняющей функцию восприятия без предварительного опыта (Sperry, 1971). Соединения нейронов мозга развиваются, по-видимому, благодаря существованию химического сродства между ними, так что каждый растущий нейрон «ищет» другой, соответствующий ему нейрон на основе химических сигналов. Бернштейн (J. Bernstein, личное сообщение) описал этот процесс весьма образно: аксон, ищущий мороженое, будет расти, проходя мимо «шоколадных» и «клубничных» клеток до тех пор, пока не найдет нейрон с вкусным мороженым и не образует с ним синапс.

Бо́льшая часть работ по изучению развития восприятия была посвящена зрительной модальности. В качестве примера можно привести исследования, касающиеся восприятия глубины. В таких исследованиях обычно используется устройство со «зрительным обрывом» (рис. 10.6). Это устройство представляет собой покрытую стеклом камеру с возвышающимся в центре мостиком, который разделяет внутреннее пространство на две части — «глубокую» и «мелкую». В «мелкой» части шахматный рисунок лежит непосредственно под стеклом, а в «глубокой» — значительно ниже стекла. Таким образом, экспериментальное животное, которое ста-

вят на мостик перед «обрывом», должно сделать выбор — перейти на безопасную «мелкую» сторону или «упасть с обрыва». По этой методике были тестированы взрослые особи многих видов позвоночных. Большинство из них обнаружило хорошее восприятие глубины: они спускались на мелкую сторону значительно чаще, чем на глубокую (Walk, 1965). В опытах с молодыми животными было показано, что способность различать глубину появляется у них обычно в том возрасте, когда они начинают самостоятельно передвигаться. У цыплят, козлят и ягнят хорошее восприятие глубины выявляется уже в однодневном возрасте. Однако есть несколько исключений из общего правила о том, что развитие восприятия глубины у позвоночных имеет врожденную основу. Например, песчанки, выращенные в стандартных лабораторных условиях, плохо различают обрыв и этим резко отличаются от таких животных, как домовая мышь (Thiessen et al., 1968). У крольчат и котят в тот момент, когда у них открываются глаза, восприятие глубины не обнаруживается. Если кошек и кроликов выращивать в темноте, то развитие восприятия глубины задерживается еще больше. Это может быть обусловлено нарушением развития механизмов, лежащих в основе восприятия глубины, или влиянием эмоциональных факторов и других конкурирующих реакций. Некоторые сенсорно-перцептивные системы, вероятно, функционируют уже при рождении, но могут дегенерировать в отсутствие нормального опыта (см., например, Hubel, Wiesel, 1963).

Было показано, что молодые животные обладают, кроме того, и многими другими перцептивными способностями. Только что вылупившиеся утята обнаруживают способность к различению цветов и цветовое предпочтение (Oppenheim, 1968). У грызунов *Peromyscus* оптокинетическая реакция выявлялась в тот же день, когда у них открывались глаза (Vestal, King, 1968; рис. 10.1). Интересно отметить, что у одной линии мышей, которая была получена в результате отбора на более ранний срок открывания глаз, появление оптомоторной реакции происходило в нормальном для данного вида возрасте, хотя опыт зрительных ощущений у этих мышей был больше на 2,4 дня по сравнению с нормальными мышами.

У новорожденных детей способность к различению и предпочтению рисунков обнаруживается примерно через 48 часов после рождения (Fantz, 1967).

«Невозможно переоценить тот вклад, который вносят в развитие восприятия генетически детерминированные нервные структуры, но при этом нельзя отрицать их постоянной зависимости от поддерживающих и модифицирующих внешних воздействий (Riesen, 1973, p. 419). В самом деле, опыт необходим для полного развития многих аспектов зрительного восприятия. Например, роль опыта была выявлена в исследовании по развитию зрительного восприятия у макаков-резусов (Wilson, Riesen, 1966). Двенадцать

обезьян с рождения и до 20- или 60-дневного возраста лишали каких бы то ни было структурированных зрительных стимулов. Поскольку в более раннем исследовании Ризена было показано, что полное отсутствие света может вызвать у обезьян дегенерацию сетчатки, в помещении на 2,5 часа в день включали свет, закрывая животным глаза белыми пластиковыми контактными колпачками, не пропускавшими структурированных зрительных стимулов. При тестировании такие лишенные зрительного опыта обезьяны были сходны с новорожденными детенышами как по скорости научения зрительным дифференцировкам, так и по выраженности зрительных реакций, не требующих научения. Острота зрения возрастала у них по мере накопления опыта. Некоторые особенности зрения нуждались для своего развития в значительном опыте, несмотря на то что общий онтогенетический уровень этих обезьян был достаточно продвинутым. Фиксировать предметы и следить за их движением глазами они начали примерно через 8 дней, а для того, чтобы научиться избегать «глубокой» стороны зрительного обрыва, им потребовалось около 20 дней.

Для понимания роли опыта в развитии восприятия большой интерес представляют данные, полученные на животных, выращенных при нормальном освещении, но лишенных некоторых аспектов зрительного опыта. Хелд и Бауэр (Held, Bauer, 1967) содержали детенышей макака-резуса в специальном аппарате, в котором они не могли видеть своего тела. Когда детенышу в возрасте 35 дней показали его руку, он начал «упорно и пристально» фиксировать ее взглядом. Хватание предметов под контролем зрения давалось ему с трудом, но через 10 часов он уже лучше справлялся с этой задачей. Хейн и Хелд (Hein, Held, 1967) выращивали котят, которые получали структурированные зрительные стимулы, но при этом на них были надеты специальные приспособления, не позволявшие им видеть свое тело и конечности. Когда нормальная кошка падает на какую-нибудь плоскую поверхность, например на стол, она вытягивает передние конечности, пытаясь избежать столкновения («реакция на опору»). Эта реакция была нормально выражена и у котят, лишенных опыта зрительного восприятия своих конечностей и туловища. Если кошка падает на «прерывистую поверхность», у которой плотные участки чередуются с пустым пространством, то она ориентирует свои передние конечности в направлении твердых участков. Котята, никогда не видевшие своего тела, не способны к такой ориентации. Следовательно, основная реакция на опору, осуществляемая под контролем зрения, не требует зрительного опыта, связанного с телом и конечностями, тогда как для полного проявления этой реакции такой опыт необходим.

Роль опыта в развитии зрительного восприятия еще более четко продемонстрирована в другой работе Хелда и Хейна (Held, Hein, 1963). Эти авторы показали, что для нормального развития

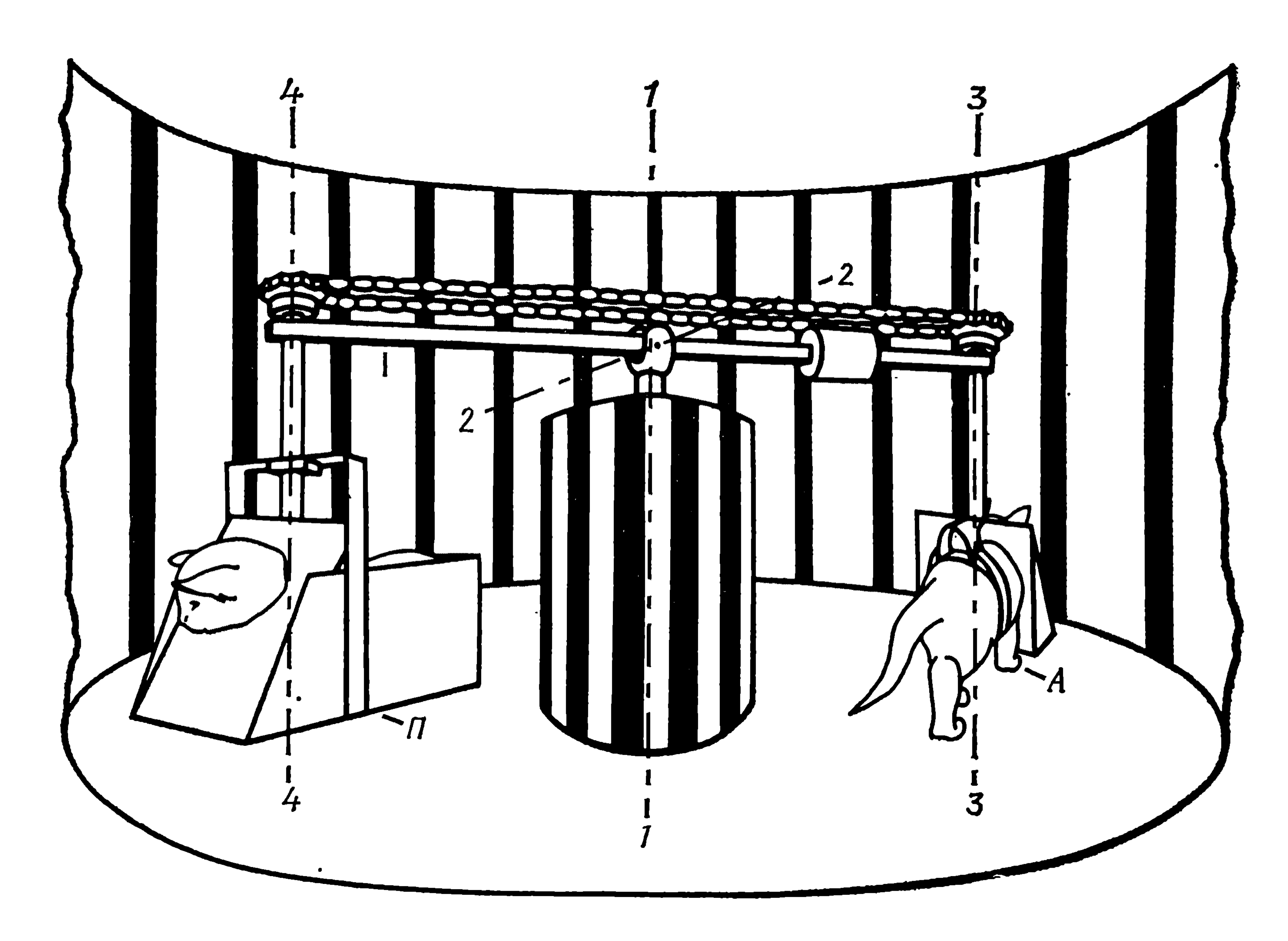


Рис. 10.7. Аппарат для уравнивания движений и связанных с ними сигналов зрительной обратной связи для активно двигающегося котенка *(А)* и пассивно передвигаемого животного *(П)*. Цифрами указаны оси возможных поворотов. (Held, Hein, 1963.)

зрительного восприятия необходимо, чтобы котята не только получали соответствующий опыт, но чтобы этот опыт коррелировал с движениями, которые они сами активно производят. Десять пар котят выращивали и содержали почти все время в темноте. Когда у них достаточно развилась способность к передвижению, был начат эксперимент, в котором они ежедневно в течение 3 часов получали нормальный зрительный опыт в специальном аппарате (рис. 10.7). Один из котят каждой пары был активным (*А*), а другой — пассивным (*П*). Когда активное животное передвигалось в этом аппарате, происходило одновременное перемещение и пассивного животного с отставанием на 180°. Таким образом, оба котенка имели практически *одинаковый* зрительный опыт. Однако зрительный вход у «активного» котенка был скоррелирован с движениями, которые производились им самим, «пассивный» же был лишен такой корреляции. У активных котят наблюдалась нормальная реакция «постановки лапы на опору под контролем зрения» и нормальное восприятие глубины в опыте со зрительным обрывом, тогда как у пассивных эти реакции отсутствовали. Таким образом было еще раз подтверждено, что хотя новорожденные животные, возможно, и обладают хорошо выраженным зри-

тельным восприятием, при онтогенетическом развитии всех перцептивных способностей, свойственных взрослому животному, происходит тончайшее взаимодействие между генетическими и средовыми факторами.

СПОСОБНОСТЬ К НАВИГАЦИИ У ПТИЦ

Одна из интереснейших проблем, касающихся поведения животных, — это вопрос о том, каким образом животные находят путь при миграциях на дальние расстояния. Хотя способность к навигации обнаружена у многих видов позвоночных, в наибольшей степени она проявляется у птиц при их перелетах на большие расстояния, что и по сей день остается самым непонятным явлением в поведении животных. Расстояния, которые птицы преодолевают при этом, огромны: например, полярная крачка размножается в Арктике, а зимует в Антарктике. Точность ориентации птиц также впечатляюща: они могут перелетать на другой континент, возвращаясь всегда на одно и то же место. Хотя такие перелеты вызывают множество интересных вопросов, все же наиболее важен вопрос о том, как птицы находят свой путь.

Типы ориентации

Существуют разные способы ориентации. Гриффин (Griffin, 1955) предложил для этого следующую классификацию:

Пилотирование — определение курса с помощью знакомых ориентиров. Многие виды птиц для определения направления полета используют какие-либо заметные особенности данной местности.

Ориентация по странам света — способность двигаться в направлении определенной страны света без каких-либо ориентиров. Некоторые виды птиц для определения направления полета используют различные ключевые стимулы. Если бы эти птицы ориентировались только по странам света, то отклонение от правильного курса по долготе привело бы к тому, что в конце концов они оказались бы далеко от их настоящей цели, так как они не смогли бы внести поправку на подобное смещение.

Истинная навигация — способность ориентироваться в направлении определенного места (цели) без соотнесения с ориентирами на местности. Животное, обладающее такой способностью, может внести поправку на отклонение от курса по долготе и прибыть в нужное место.

Возможные ключевые стимулы

Истинная навигация представляет собой наиболее яркий пример способности птиц ориентироваться в пространстве. Рассмот-

рим ключевые стимулы, которые при этом могли бы использоваться.

Звезды. Поскольку люди могут ориентироваться по звездам, естественно было предположить, что и птицы используют звезды для навигации. Эта гипотеза была четко сформулирована Зауэром (см., например, Sauer, 1957). Эмлен (Emlen, 1975) подвел итоги большой исследовательской программы по изучению ориентации с помощью звезд у овсянки — певчей птицы, которая размножается на востоке Соединенных Штатов, а зимует в Центральной Америке и на Карибских островах. Эмлен разработал простой, но остроумный способ определения предпочтительного направления в ориентации птиц. Каждая из птиц содержалась в специальной клетке, на полу которой лежала пропитанная чернилами подушечка. Боковые стенки клетки были закрыты белой фильтровальной бумагой, сложенной в виде расширяющейся кверху воронки. Помещенная в такую клетку птица видит только то, что находится непосредственно над ней. Когда птица становится активной и начинает подпрыгивать вверх, чернила с ее лап отпечатываются на фильтровальной бумаге, благодаря чему осуществляется постоянная регистрация ее движений. Если птиц в таких клетках содержали на открытом воздухе, то осенью их движения были направлены на юг, а весной — на север.

Для более полного изучения способности к ориентации у перелетных птиц Эмлен вслед за Зауэром провел исследования в планетарии. Он обнаружил, что направление, в котором предпочтительно ориентировались овсянки, варьировало в зависимости от их физиологического состояния. Изменяя длину дня, он мог одновременно исследовать две группы птиц: одну в «осеннем» состоянии, а другую — в «весеннем». Результаты соответствовали ожидаемым: хотя все опыты проводились в мае, у птиц, находившихся в осеннем физиологическом состоянии (вследствие укорочения длины дня), движения были ориентированы на юг, а у птиц в весеннем состоянии — на север.

Изменяя расположение звезд в планетарии, Эмлен обнаружил, что для определения направления птицы используют группу звезд, расположенных в пределах 35° от Полярной звезды. Поправку на время они не вносят. Каким же образом овсянки приобрели способность находить свой путь по звездам, лежащим рядом с Полярной звездой? Можно было бы думать, что это инстинктивное поведение. Для проверки такого предположения Эмлен исследовал ориентацию у трех групп птиц, выращенных человеком. Птицы, выращенные в условиях рассеянного освещения, обнаруживали осенью высокий уровень активности, но никакой определенной ориентации движений у них не наблюдалось. Способность к ориентации была, по-видимому, следствием научения. Другую группу выращенных человеком птиц в течение двух месяцев помещали каждую вторую ночь в планетарий, где имитировали нормальное

вращение звездного неба. Эти птицы обладали нормальной способностью к ориентации на юг. С третьей группой проводили точно такой же двухмесячный опыт, как и со второй, но в этом случае звездное небо в планетарии вращалось вокруг звезды Бетельгейзе, на которую впоследствии и ориентировались птицы этой группы. Эмлен высказал предположение, что молодые овсянки следят за движением звезд и узнают «северную» звезду по характеру вращения звездного неба. Какова же адаптивная роль эволюции системы, с помощью которой птицы научаются определенным способам ориентации? Эмлен отмечает, что при изменении направления земной оси меняются и полярные звезды. Таким образом, в результате длительной эволюции овсянки приобрели способность ориентироваться по наиболее подходящей звезде, хотя при изменении вращения Земли это будут разные звезды.

Солнце. Для определения ключевых стимулов, используемых птицами для ориентации в дневное время, была исследована способность голубей возвращаться «домой» (реакция хоминга; см. Schmidt-Koenig, 1965; Keeton, 1974a). Г Крамер и его сотрудники показали, что птицы определяют направления сторон света по солнцу. Кроме того, птицы способны учитывать те изменения, которые происходят в положении солнца над горизонтом в течение дня (эти изменения составляют в среднем 15° в 1 ч). Птицы, содержавшиеся в условиях искусственного фотопериодизма, сдвинутого на 6 ч по отношению к естественному, при полете на открытом воздухе отклонялись на 90° от того направления, которое они выбрали бы, если бы ориентировались по солнцу.

Хотя ориентация, позволяющая птицам определять стороны света по солнцу с поправкой на время, быть может, и важна для навигации, она недостаточна для объяснения истинной навигации. Было предложено множество других, более сложных гипотез. Мэттьюз (Matthews, 1955) выдвинул *гипотезу солнечной дуги,* согласно которой птицы сравнивали высоту солнца, экстраполированную к высшей точке над горизонтом, с его высотой в тот же момент времени (определяемый по внутренним часам) у себя «дома». С помощью такого механизма можно было бы получать достаточно информации для выбора правильного направления. Исследование различных перцептивных способностей голубей показывает, что голуби воспринимают движение, подобное движению солнца (Meyer, 1964). К сожалению, более поздние данные несовместимы с гипотезой солнечной дуги. Большинство исследователей, по-видимому, склоняется к *гипотезе «карты и компаса»* Крамера. Для навигации птица нуждается не только в компасе, который, как было показано, у нее есть, но и в карте. Хотя природа этой карты еще не установлена, результаты большого числа исследований, в основном связанных с изменением фотопериодов, позволяют предположить, что при истинной навигации животные

должны так или иначе сверять по какой-то «карте» полученную ими информацию о сторонах света.

Магнитные ориентиры. Так как некоторые птицы способны возвращаться домой в условиях значительной облачности, предположение об использовании в качестве ориентира солнца не может полностью объяснить, каким образом голуби находят дорогу при возвращении «домой». Данные о том, что птицы используют информацию о характере магнитного поля земли, представляются в настоящее время вполне убедительными (Keeton, 1974a, 1974b; Walcott, 1974). Китон прикреплял к телу голубей магниты или кусочки латуни, а затем исследовал их ориентацию. В ясные дни магниты не оказывали никакого действия. В пасмурные дни голуби с кусочками латуни (контрольные) обнаруживали хорошую ориентацию, тогда как у птиц с магнитами (искажавшими магнитное поле вокруг них) ориентация была случайной. Уолкот пошел дальше и прикрепил к голове голубя катушку Гельмгольца — устройство, генерирующее постоянное магнитное поле. И в этом случае изменение магнитного поля вызывало дезориентацию голубей, но только в пасмурные дни. Очевидно, в системе навигации голубей имеется избыточность: в ясные дни они используют в качестве ориентира солнце, а когда его не видно, переключаются на магнитные ключевые стимулы.

Обонятельные ориентиры. Как говорилось выше, голуби способны воспринимать и различать некоторые запахи. Группа итальянских исследователей (см., например, Papi et al., 1973) выдвинула предположение, что голуби находят дорогу домой по обонятельным раздражителям, вызвавшим у них когда-то своего рода «обонятельное запечатление», подобное тому, которое наблюдается у лососей. Хотя Папи и его сотрудники представили данные, свидетельствующие в пользу «обонятельной» гипотезы, существуют некоторые сомнения относительно их воспроизводимости (см., например, Keeton, Brown, 1976), а также возможности использовать обонятельные стимулы при перелетах на большие расстояния.

Слуховые ориентиры. Гриффин и Хопкинс (Griffin, Hopkins, 1974), измерив интенсивность звуков, издаваемых лягушками, на высоте 500 и 1000 м, высказали предположение, что естественные звуки (например, пение лягушек, звуки насекомых, шум волн или ветвей) могут служить для перелетных птиц ключевыми стимулами.

Заключение. Требуется дополнительное изучение сенсорно-перцептивных механизмов, лежащих в основе ориентации птиц при их миграциях на большие расстояния. Предположения о ключевой роли описанных выше и некоторых других стимулов находят как сторонников, так и противников. Ясно, что ориентироваться птицам помогает не один какой-то раздражитель, а скорее целый их комплекс, причем относительная важность каждого из компо-

нентов варьирует у разных видов. Ориентация при перелетах на большие расстояния, безусловно, представляет собой один из наиболее ярких примеров сенсорно-перцептивного контроля поведения животных.

КРАТКИЕ ВЫВОДЫ

Для более полного понимания поведения животного мы должны в своих исследованиях учитывать его «Umwelt», т. е. уникальный сенсорно-перцептивный мир данного животного. Приемы, используемые при изучении функции ощущения и восприятия у животных, включают автоматические и электрофизиологические методы, а также измерения видоспецифических и приобретенных реакций. Для изучения эффективных стимулов, регулирующих определенные типы поведения, можно применять корреляционные методы, те или иные способы экспериментального изменения раздражителей, а также различные повреждающие воздействия на сенсорные системы.

Представлен краткий обзор природы и функции зрения, слуха, химического чувства, активных и других сенсорных систем.

Хотя многие сенсорно-перцептивные способности, очевидно, обнаруживаются у животных еще в самом раннем возрасте (например, при рождении, вылуплении или в момент открывания глаз), тем не менее в развитии соответствующих систем опыт нередко играет весьма важную роль.

Существует целый ряд потенциальных ключевых стимулов, по которым птицы могли бы ориентироваться при перелетах даже на очень большие расстояния. Относительная важность таких ориентиров, как звезды, солнце, магнитное поле, обонятельные и другие стимулы, по-видимому, варьирует в зависимости от вида птицы и обстановки.

Глава 11

НЕРВНЫЕ МЕХАНИЗМЫ И ПОВЕДЕНИЕ

Изучение нервных механизмов составляет вторую из трех рассматриваемых в этой книге проблем, связанных с механизмами поведения. Мы не будем стремиться к исчерпывающему изложению этой темы, так как многие исследования, посвященные нервным механизмам, касаются вопросов, далеко выходящих за пределы обычных учебных курсов поведения животных, тем более что в большинстве университетов читаются специальные лекции по физиологической психологии или какому-либо близкому предмету. Вместо этого мы рассмотрим отдельные интересные работы, связанные с изучением некоторых типов естественного поведения, речь о которых идет на протяжении всей книги. После краткого описания строения нервной системы и методов, используемых при ее изучении, мы обсудим два главных вопроса — нейроэтологию и регуляцию поведения млекопитающих со стороны нервной системы.

ТИПЫ НЕРВНЫХ СИСТЕМ

Из рассмотрения неклеточных животных (Protozoa) становится очевидным, что наличие сложной нервной системы не обязательно для успешной эволюции. Простейшие, у которых структурная дифференцировка не дошла до организации клеточного типа, способны выполнять функции, необходимые для выживания и размножения. Однако ясно, что возможности поведения простейших чрезвычайно ограниченны. Поведение сложного типа требует клеточной организации.

Нервные клетки

Нервные системы многоклеточных животных — это «дискретные» системы, состоящие из отдельных единиц, или клеток. Такую нервную систему можно уподобить зданию, построенному из кирпича, а не из бетона (Dethier, Stellar, 1961). Единица нервной системы представляет собой нервную клетку, или *нейрон*. Нейроны разных отделов нервной системы сильно отличаются друг от друга по структуре и функции, однако все они в типичном случае имеют три главных отдела: *дендриты*, которые воспринимают возбуждение и проводят его к телу клетки; содержащее ядро *тело клетки* и *аксон*, по которому возбуждение идет в направлении от тела. Проведение возбуждения внутри клетки — это в основном результат образования *потенциалов действия*, т. е. распространяю-

щейся по клетке электрической активности, возникающей благодаря сложным мембранным, химическим и электрическим изменениям. Потенциалы действия возникают по принципу «все или ничего», причем все потенциалы действия, образующиеся в данной клетке, имеют одинаковую амплитуду.

Места, в которых клетки соединяются друг с другом, называются *синапсами*. Через синапс одна клетка устанавливает связь с другой и передает ей возбуждение. Аксон первой клетки чаще всего образует синапс на дендрите второй. Если передача возбуждения внутри клетки происходит по принципу «все или ничего», то возбуждение, передающееся через синапс, является градуальным, т. е. степень локального возбуждения во второй клетке может варьировать. Хотя через некоторые синапсы возбуждение проводится с помощью электрического тока, чаще в основе этого процесса лежат химические воздействия. Химические вещества, называемые *передатчиками* или *нейромедиаторами*, находятся в «пакетах» в пресинаптической мембране (в первой клетке) и высвобождаются при возникновении потенциала действия. Они проходят через синаптическую щель, в результате чего в постсинаптической мембране (во второй клетке) генерируется потенциал действия. Некоторые клетки стимулируют, а некоторые подавляют активность других клеток, выделяя в первом случае возбуждающие, а во втором — тормозные нейромедиаторы.

Типы нервных систем у беспозвоночных

В ходе эволюции нервная система становится все более *дифференцированной* (специализированной) и *централизованной*. У филогенетически древних видов все клетки нервной системы выполняют сходную функцию, тогда как у видов, возникших позднее, они специализированы. Наиболее очевидным образом специализация проявляется в том, что возникают следующие группы клеток: 1) сенсорные клетки, чувствительные к изменениям во внешней среде, изменяющиеся под их воздействием и передающие информацию об этих изменениях, 2) проводящие и обрабатывающие клетки, которые проводят и обрабатывают эту информацию (иногда накладывая на нее собственный ритм), и 3) эффекторы, т. е. мышечные клетки, которые сокращаются в ответ на возбуждающие сигналы, приходящие от нейронов. Даже внутри каждой из этих крупных категорий существует значительная специализация функций.

Централизация функций — вторая важная эволюционная тенденция. В то время как у филогенетически древних форм нервная система обычно распределена равномерно по всему телу, у форм, возникших позднее, она все больше концентрируется, образуя ганглии или один крупный мозг. Наиболее сложные организмы передвигаются, как правило, только в одном направлении — впе-

ред, при этом главные органы чувств и мозг обычно располагаются у них в передней части тела.

Нервная система кишечнополостных животных (гидр, медуз и т. п.) представляет собой диффузную *нервную сеть*. Нейроны нервной сети рассеяны по всему телу животного, по-видимому, случайным образом, наподобие детских игрушек, беспорядочно разбросанных по комнате. Импульсы в нервной сети проводятся диффузно во всех направлениях от места раздражения. Диффузный характер передачи возбуждения в децентрализованной нервной системе резко контрастирует с более точным проведением возбуждения по организованным нервным путям и ядрам, что свойственно нервной системе позвоночных животных. У медузы нервная система более централизована, чем у гидры, так как в ее колоколе уже выделяются два нервных кольца.

Нервная система иглокожих, к которым относится, например, морская звезда, характеризуется более выраженной специализацией и централизацией. У них появляются нервные тракты, ассоциативные нейроны и рефлекторные дуги. Нервное кольцо располагается дальше от поверхности тела. С увеличением анатомической и физиологической дифференциации нервной системы у иглокожих все более дифференцируется и поведение, что проявляется, например, в координированном перемещении пяти лучей морской звезды.

У плоских червей мы впервые находим нервную систему, организованную по принципу билатеральной симметрии (т. е. две половины этой системы представляют собой фактически зеркальное отражение друг друга), а не радиальной (симметрия частей круга с одной центральной точкой). Такая двусторонняя симметрия имела важное значение для эволюции более высоких уровней централизации в управлении поведением. Нервная система плоских червей состоит из небольших «мозгов», от которых идут длинные нервные тяжи. Вдоль нервного тяжа расположен ряд ганглиев. Подобный тип строения более выражен у кольчатых червей, у которых ганглии развиты еще сильнее. У головоногих моллюсков, таких, как осьминоги, наиболее выдвинутые вперед ганглии дифференцировались в настоящий мозг. В мозгу осьминога насчитывают до 64 различных отделов, или долей (Sanders, 1975). У осьминогов обнаруживается большое разнообразие в общественном поведении и в способности к ориентировке и научению, что связано со сложностью их нервной системы (см., например, Young, 1961; Sutherland, 1962).

Мозг членистоногих представляет собой вершину эволюции нервной системы беспозвоночных по своей высокой дифференцированности и способности к осуществлению сложного поведения (рис. 11.1). Сложность поведения этих животных, обусловленная сложностью строения их нервной системы, иллюстрируется примерами на протяжении всей книги.

Между мозгом насекомого и мозгом позвоночного имеются важные различия. Нервная система насекомых — это сегментированная цепь ганглиев, расположенных около вентральной (нижней) поверхности тела животного. Нервная система позвоночных развивается из нервной трубки, лежащей на дорсальной (верхней) поверхности тела. В то время как у позвоночных над всей нервной системой главенствует мозг, ганглии членистоногих, расположенные вдоль нервных тяжей, обладают функциональной автономией. Ганглии членистоногих можно было бы уподобить частично независимым «штатам», а мозг позвоночных — «центральному правительству» (Roeder, 1970).

Нервная система позвоночных

Прототип головного мозга позвоночного схематически изображен на рис. 11.2. Мозг позвоночного содержит пять основных отделов:

Продолговатый мозг (myelencephalon) — самая задняя часть мозга.

Задний мозг (metencephalon) — следующая каудальная часть мозга, в которую входят мозжечок и варолиев мост.

Средний мозг (mesencephalon), имеющий в своем составе «зрительную покрышку» (tectum opticum) и среднемозговую «ретикулярную активирующую систему».

Промежуточный мозг (diencephalon) — часть переднего мозга, включающая таламус и гипоталамус.

Конечный мозг (telencephalon) — самый передний отдел мозга, включающий большие полушария, обонятельные луковицы и многие другие структуры.

На рис. 11.3 изображен головной мозг шести видов позвоночных. Видно, что размеры мозга у них неодинаковы. Особенно развит мозг у человека. Частично эти различия обусловлены тем, что сами животные также различаются по своим размерам — чем крупнее животное, тем больше мозг. Однако даже если учитывать величину тела, то существенные межвидовые различия в относительном весе мозга все же сохраняются. Джерисон (Jerison, 1973) убедительно показал, что в процессе эволюции в пределах разных групп позвоночных наблюдается тенденция к появлению животных с более крупным мозгом. Эта тенденция весьма последовательно проявляется у рептилий и млекопитающих, а также внутри отдельных таксонов млекопитающих, о чем свидетельствует сравнение мозга архаичных форм (на основе слепков, снятых с ископаемых остатков) с мозгом более новых в эволюционном отношении видов.

Хотя для всех позвоночных характерен одинаковый план строения мозга с основными его структурными подразделениями, разные животные сильно различаются и по особенностям составляю-

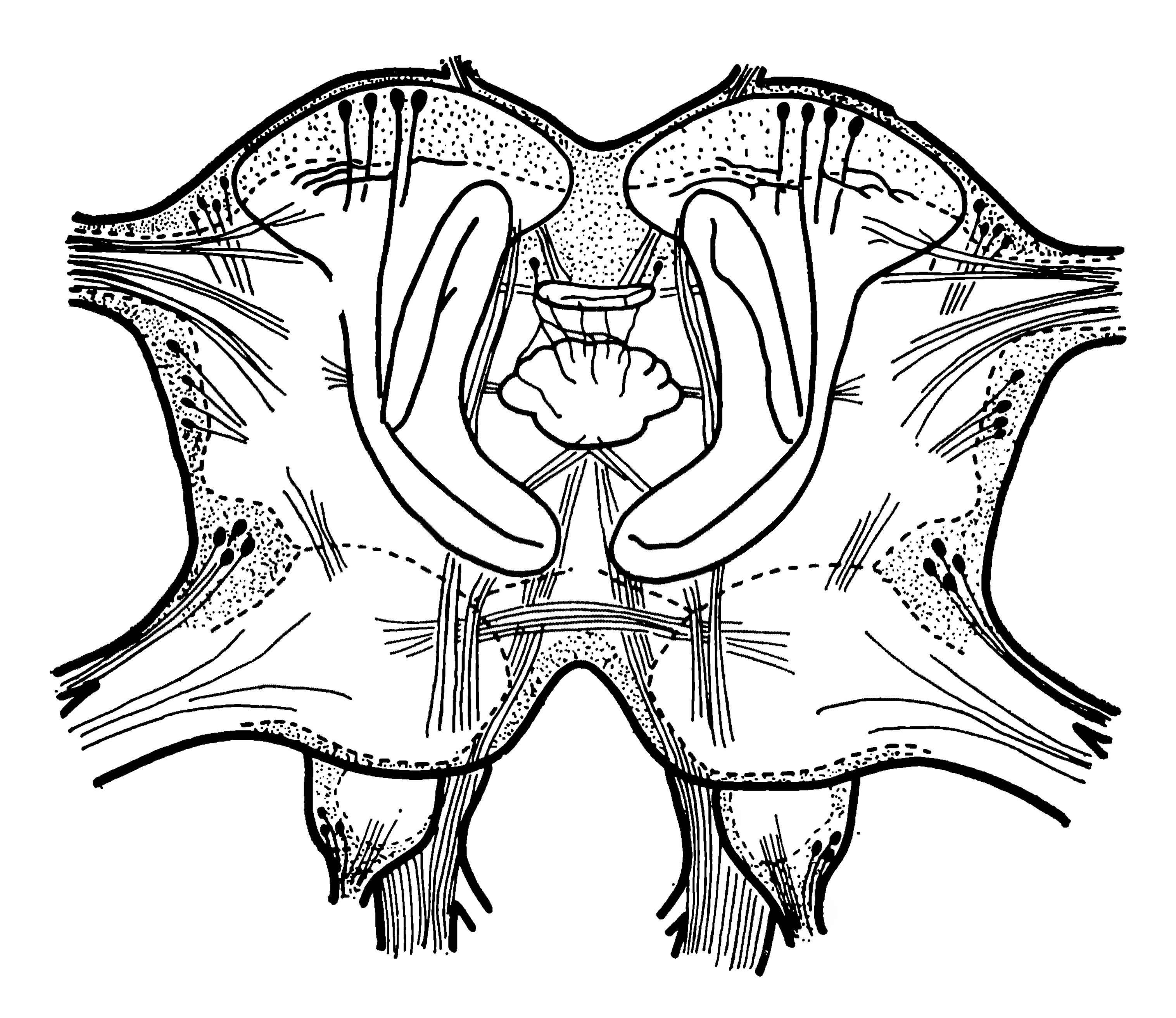


Рис. 11.1. Схематический фронтальный разрез мозга (надглоточного ганглия) сверчка. (Huber, 1960; Roeder, 1967.)

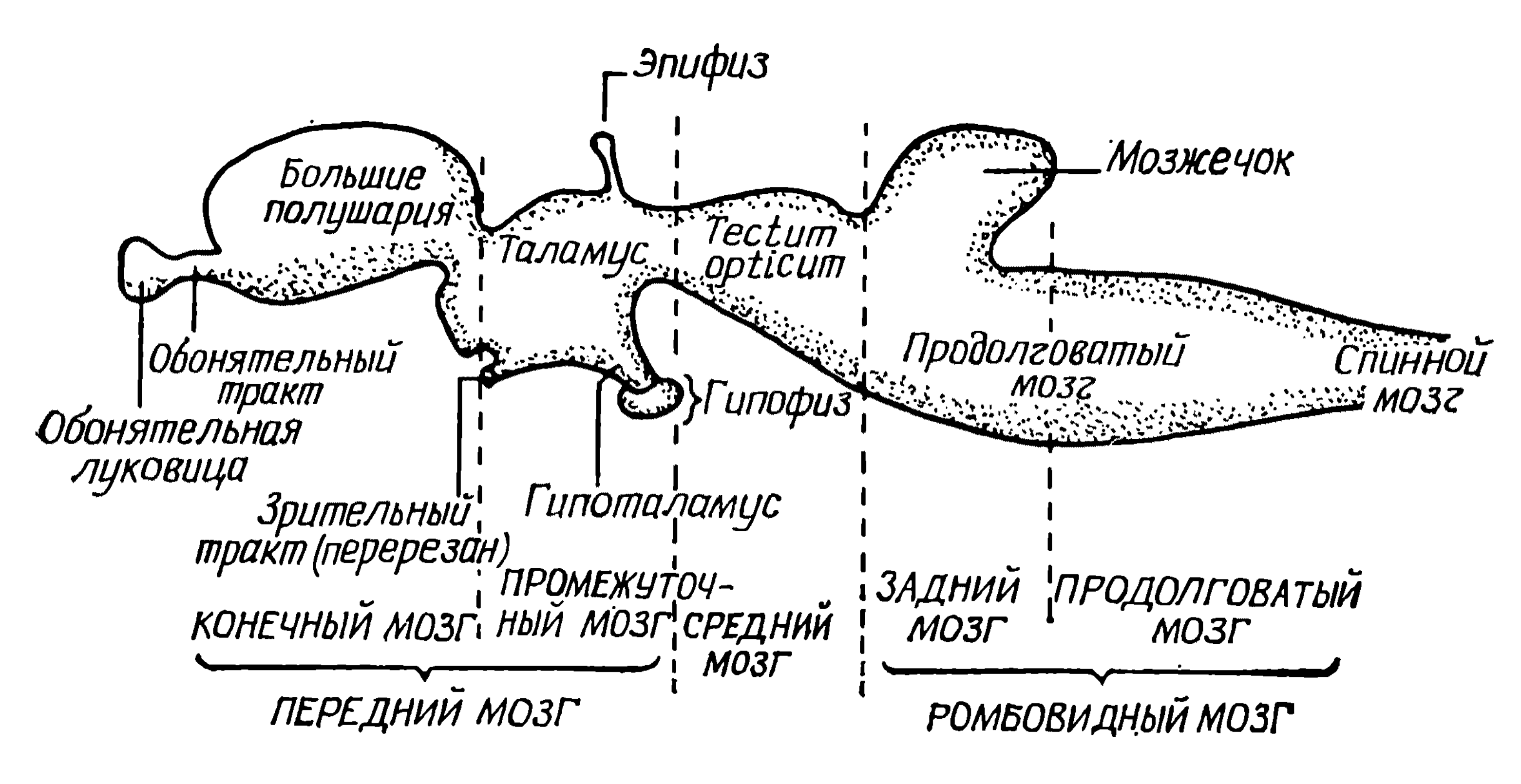


Рис. 11.2. Основные отделы мозга позвоночного животного. Представлен типичный для млекопитающих мозг на ранней стадии развития и указаны отделы мозга, где расположены некоторые из важнейших структур. (Romer, 1962; Manning, 1967.)

щих его структур, и по относительному уровню их развития. Конечный мозг рыб и земноводных имеет очень небольшие размеры, зачатки истинной новой коры впервые появляются у крокодилов, а у некоторых млекопитающих она увеличивается настолько, что покрывает весь мозг. У некоторых костистых рыб сильно развиты нижние доли среднего мозга. У рыб, земноводных, пресмыкающихся и птиц хорошо выражены его зрительные доли. В ряду млекопитающих от насекомоядных до приматов происходит изменение относительной величины структур конечного мозга, с резким увеличением размеров новой коры, некоторым увеличением гиппокампа и уменьшением обонятельных луковиц (Stephan, Andy, 1969).

МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ НЕРВНЫХ МЕХАНИЗМОВ

Наиболее полного понимания нервных механизмов и поведения добиваются в том случае, когда при использовании нескольких разных методов получают сходные результаты. Рассмотрим некоторые из таких методов.

Повреждение или удаление участков мозга

Первый метод изучения связи между определенной нервной структурой мозга и поведением — это простое удаление этой струк-

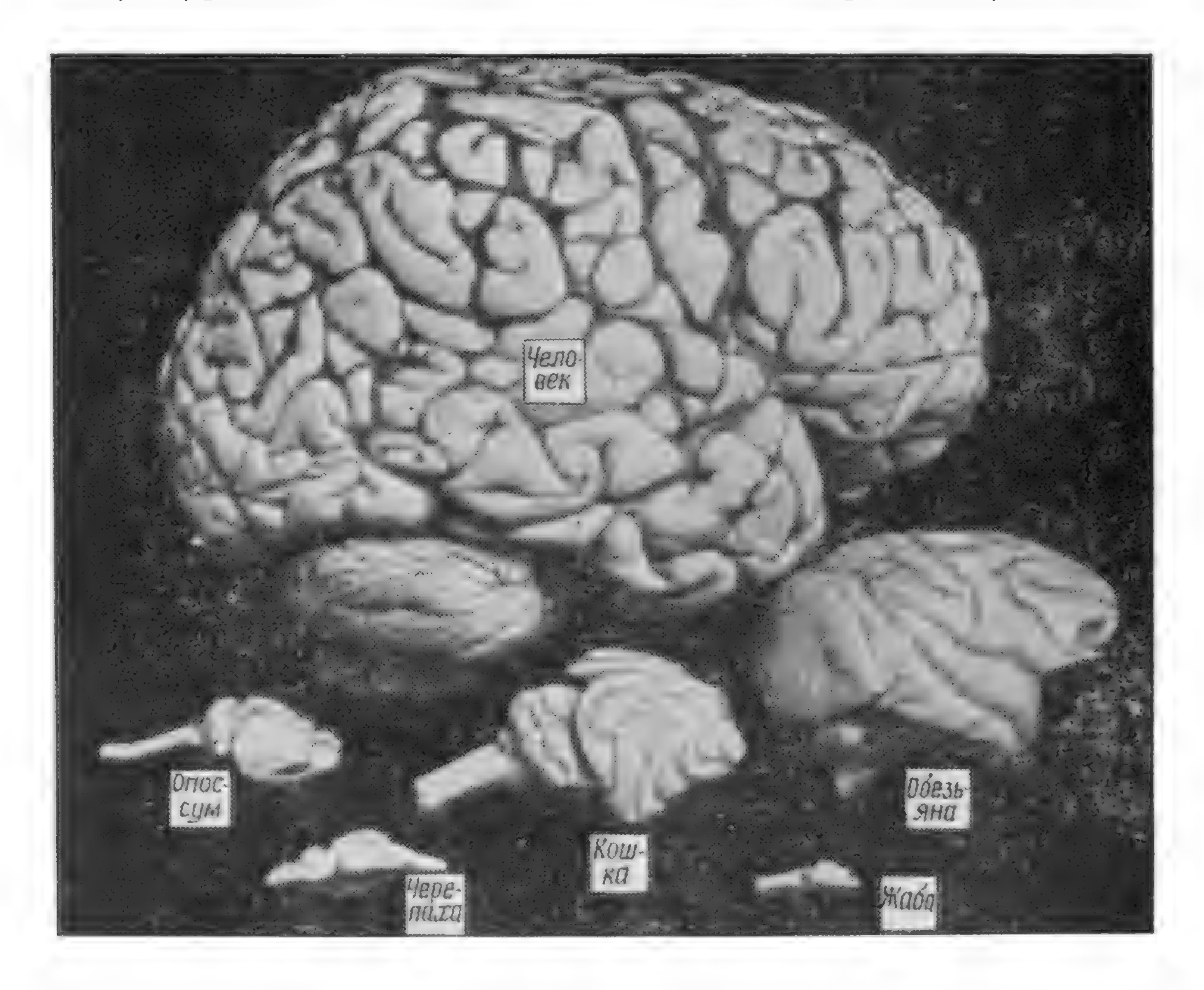


Рис. 11.3. Фотография мозга некоторых представителей позвоночных. Обратите внимание на огромные размеры мозга человека. (Horel, 1973.)

туры и регистрация изменений в интересующем исследователя поведении. Имеются атласы (карты) мозга многих видов млекопитающих и стереотаксические приборы, с помощью которых осуществляется точное введение электродов в нужные участки мозга; это позволяет производить небольшие локальные разрушения в глубинных отделах мозга. Более обширные разрушения структур, доступных с поверхности, осуществляются с помощью отсасывания.

Регистрация электрической активности

Одно из проявлений функционирования мозга — генерация электрической активности. Регистрируя эту активность и сопоставляя ее с поведением, можно проникнуть в механизмы управления поведением. Для регистрации электрической активности мозга на разных уровнях применяются разные методы. В главе 4 уже был описан довольно грубый метод регистрации мозговых волн — электроэнцефалография (см. рис. 4.2). К таким же грубым методам относится и измерение *вызванных потенциалов*, генерируемых большими популяциями нейронов в результате сенсорных воздействий. С другой стороны, существуют такие тонкие методы исследования, как, например, использование микроэлектродов, которые вводят либо непосредственно внутрь нейрона, либо рядом с ним, что позволяет регистрировать электрическую активность отдельных нейронов независимо от активности остальной части мозга.

Электрическое раздражение

Поведенческие акты могут возникать в результате электрического раздражения, производимого в определенных отделах мозга. Электроды вводят животному обычно под наркозом с помощью стереотаксического прибора, руководствуясь атласом. Когда наркоз перестает действовать, производят электрическое раздражение. Эта процедура безболезненна, так как в мозгу нет болевых рецепторов. Таким способом можно вызывать очень сложные поведенческие реакции.

Химические методы

Как говорилось выше, передача возбуждения через синапсы обычно осуществляется с помощью химических веществ — нейромедиаторов. Один из подходов к изучению функции нервной системы состоит в изменении режима работы нейромедиаторов с помощью различных веществ.

Хотя, как установлено (или предполагается), многие вещества играют роль нейромедиаторов, значительная часть исследований посвящена *ацетилхолину* (передатчику в так называемой холинэр-

гической системе), а также *серотонину, норадреналину* и *дофамину* (так называемые «биогенные амины», или «мозговые моноамины») и связанной с ними моноаминэргической системе.

Вещества, изменяющие активность нейромедиаторов, можно вводить в организм либо системно, так чтобы они влияли на весь организм, либо непосредственно в мозг, либо прямо в отдельные структуры мозга. В последнем случае в мозг имплантируют *канюлю,* используя в основном ту же методику, что и при введении электродов. Через эту канюлю можно вводить затем разные вещества. Было показано, что в некоторых структурах мозга содержится особенно много какого-либо одного нейромедиатора. Повреждение таких структур используют как «химический» метод исследования. При изучении функции мозга проводят также биохимические определения, измерения скорости обновления веществ и другие химические анализы.

Взаимодействие методов

Каждый из методов имеет свои преимущества и недостатки. Выбор того или иного метода определяется самой проблемой, которую предстоит исследовать. Например, если ученый занимается проблемой сна, то измерение активности отдельных нейронов не дает полной картины активности всей нервной системы. С другой стороны, если исследователь интересуется влиянием прошлого опыта на функционирование отдельных клеток, то регистрация ЭЭГ принесет мало пользы. Поскольку поведение, химические сдвиги и электрические процессы протекают одновременно, воздействие на один из этих процессов изменяет и остальные. Эффект разрушения определенного отдела мозга может быть обусловлен не утратой именно этой нервной ткани, а каким-либо химическим изменением, происходящим в каком-то другом месте как вторичное следствие разрушения данного участка мозга (см., например, Lints, Harvey, 1969). Глубокое и многостороннее понимание функции нервной системы возможно только при сопоставлении результатов, полученных разными методами.

НЕЙРОЭТОЛОГИЯ

В своих исследованиях этологи давно стремились использовать физиологический подход. Первые работы по классической этологии в значительной степени опирались на исследования Вейсса, Грэя, Лисмана, фон Хольста, Эдриана и У. Р. Хесса. По мере совершенствования физиологических методов и приемов изучения поведения союз между этологией и наукой о нервной системе, в результате которого возникла нейроэтология, постоянно укрепляется и развивается.

Эндогенная активность и поведение

Классическая этологическая модель поведения, представленная гидравлической моделью Лоренца, была важным шагом вперед по сравнению с нейрофизиологией того времени. В тот период было принято рассматривать нервную систему как относительно пассивный пульт переключения. Считалось, что стимулы воздействуют на организм, являющийся в значительной степени пассивным, и побуждают его к деятельности. При этом функция мозга заключается в том, что он направляет активность по определенным связям, соединяющим сенсорные системы на входе и двигательные на выходе, подобно тому как на телефонном коммутаторе осуществляется соединение абонентов. Предполагалось, что моделью функционирующей нервной системы служит простой рефлекс. Этологи придерживались совсем другой точки зрения. Для этолога нервная система, организация которой определяется генами, обладает спонтанной активностью. Внешнего поведения может не быть потому, что организованные и спонтанно активные системы сдерживаются тормозными механизмами. Этологи рассматривали стимулы не как факторы, *инициирующие* активность, а как сигнальные, или «пусковые», раздражители, *высвобождающие* стереотипные последовательности реакций путем воздействия на врожденные «разрешающие» механизмы, что приводит к растормаживанию поведения. Они считали, что нервная система сама по себе способна генерировать на выходе сложную реакцию.

Классические представления этологов подверглись критике со стороны многих ученых, так как они явно противоречили нейрофизиологическим представлениям того времени (см., например, Lehrman, 1953). Более поздние данные показали, что у некоторых видов общая картина нервной регуляции по крайней мере некоторых форм поведения удивительно соответствует схеме, предложенной классической этологией. Определенные типы поведения животных, по-видимому, в значительной степени обусловлены самой организацией нервной системы и ее эндогенной активностью.

Копуляция у богомолов. Богомолы — это относительно малоактивные хищные насекомые, легко маскирующиеся благодаря покровительственной окраске. Они реагируют на малейшее движение любого насекомого, даже если оно относится к тому же самому виду, нанося ему быстрый удар, а затем нередко и поедая его. Для самца, который по своим размерам меньше самки, это создает большие затруднения, так как мешает ему приблизиться к самке для спаривания. Самец передвигается очень медленно, останавливаясь, как только самка шевельнется. Наконец он совершает короткий прыжок и усаживается на самку. Если при этом его голова оказывается направленной не к голове самки, то он быстро поворачивается и, приняв правильное положение, обхватывает самку передними конечностями. Затем он начинает производить копуляци-

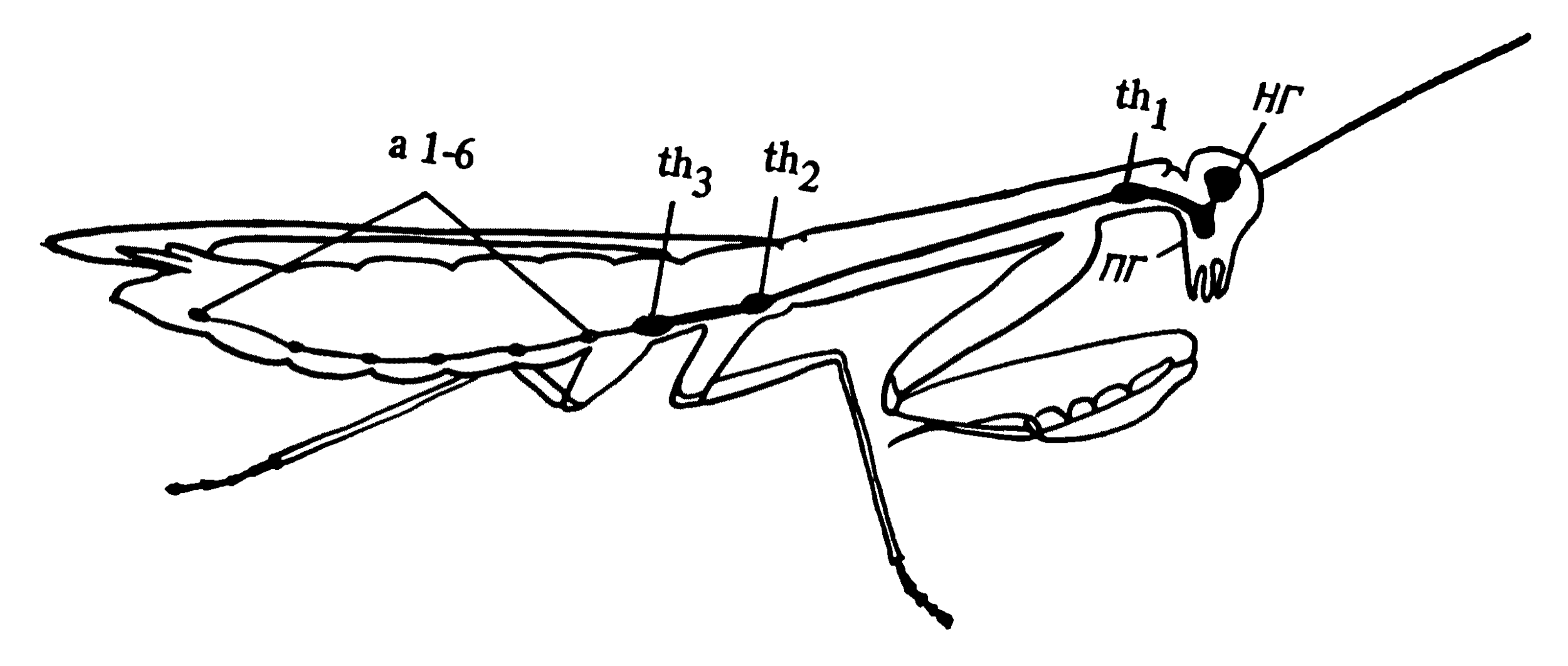


Рис. 11.4. Схема центральной нервной системы богомола. *НГ* — мозг, или надглоточный ганглий; *ПГ* — подглоточный ганглий; th_{1-3} — торакальные ганглии; *a* 1 — 6 — абдоминальные ганглии. (Roeder, 1967.)

онные движения. Спаривание начинается через 5—30 минут и продолжается несколько часов, в течение которых в половых путях самки формируется сперматофор (Roeder, 1967).

Самка может напасть на самца либо при его приближении к ней, либо во время садки, либо после окончания спаривания. В типичном случае она откусывает самцу голову и проторакс (рис. 11.4), осуществляя тем самым довольно грубый природный эксперимент по удалению мозга. Однако это не только не прекращает копуляции, но, по-видимому, даже усиливает ее. После удаления головы продолжаются нормальные копуляционные движения, а также боковые и круговые передвижения, ведущие к правильной ориентации тела. Копуляция продолжается в течение нескольких часов, и при этом образуется нормальный сперматофор. Копуляционное поведение обезглавленных богомолов настолько эффективно, что, когда Рёдер испытывал трудности с разведением инбредной линии богомолов из-за отсутствия у них реакций ухаживания, он обезглавливал самцов и помещал их на самок. Обезглавленные самцы вели себя надлежащим образом: они схватывали передними конечностями предметы подходящего размера и сохраняли это положение в течение нескольких суток.

Такое усиление половой активности Рёдер объясняет удалением тех мозговых структур, которые в нормальном состоянии тормозят копуляционные движения. Методика удаления мозга была дополнена экспериментами по регистрации электрических процессов, подтвердившими правильность такой интерпретации. Повреждение нервного тяжа непосредственно над терминальным ганглием вызывает усиление организованной электрической активности в нерве, идущем к копулятивному органу, в отсутствие всякого сенсорного входа (Roeder, 1967). Подобное усиление — это как раз то, чего следовало бы ожидать, исходя из интерпретации указанных явлений, данной Рёдером.

Передвижение у богомолов. В голове богомола расположены два ганглия: надглоточный, или передний, ганглий (мозг) и подглоточный, или второй, ганглий (см. рис. 11.4). Если хирургическим путем удалить надглоточный ганглий, то неактивный в обычном состоянии богомол начинает непрерывно передвигаться, но лишается способности взбираться на препятствия, огибать или избегать их. Удаление обоих ганглиев (например, при декапитации) вызывает у богомола лишь упомянутые выше копуляционные движения, но при этом он лишается способности самопроизвольно передвигаться. Эти данные позволяют предполагать, что в подглоточном ганглии находятся механизмы, ответственные за ходьбу и подавляемые постоянной активностью, идущей из надглоточного ганглия (мозга). Следовательно, для того чтобы богомол был неактивным, мозг должен быть в активном состоянии (Roeder, 1967).

Полет саранчи. С чисто рефлексологической точки зрения сложные ритмические движения, например полет насекомых, должны регулироваться рефлекторной цепью, где обратная связь от периферии вызывает изменения в поведении, которое в свою очередь влияет на периферию, и т. д. Однако если ритмичность, лежащая в основе движений при полете, определяется эндогенно, то обратная связь от периферии не должна оказывать большого влияния. Уилсон (Wilson D. M., 1966, 1968) исследовал полет пустынной саранчи в аэродинамической трубе, устроенной таким образом, что животные при полете оставались почти на одном и том же месте. Это давало возможность регистрировать электрическую активность мышц. Фиксация крыльев в определенном положении или полное их удаление мало влияли на ритм электрических разрядов в мышцах. Перерезка сенсорных нервов также была мало эффективной в этом отношении. По мнению Уилсона, обратная связь от сенсорной системы имеет важное значение, но не для генерации ритмических форм поведения, а для коррекции ошибок уже активно работающей системы. Движения полета программируются спонтанной активностью нервной системы.

Песня сверчков. Звуки, издаваемые сверчками при «ухаживании», можно услышать летней ночью во многих частях США. Эти звуки сверчок производит, потирая крылья друг о друга — гребень одного крыла о зазубренный край другого. У особей одного вида песня очень стереотипна. Выяснением вопроса о том, каким образом производятся и регулируются эти весьма стереотипные движения, занималось несколько исследователей.

Александер (Alexander, 1968) и Бентли и Хой (Bentley, Hoy, 1974) суммировали результаты исследований по нейробиологии стрекотания сверчков. Для осуществления стрекотания сверчку необходимы только два торакальных ганглия, расположенных ближе к голове (их расположение у богомола показано на рис. 11.4). Бентли установил, что при полной изоляции этих двух ганглиев от периферического сенсорного входа активность двигательных ней-

ронов оставалась в них совершенно такой же, как у интактного животного. Таким образом, характер этой активности определяется эндогенно. Измерение активности большого числа нейронов и мышц с помощью имплантированных в них электродов показало, что существуют две группы синхронно разряжающихся клеток, которые обеспечивают попеременное сближение и раздвигание крыльев.

Теперь нам уже знаком такой тип регуляции. Общий «рисунок» песни сверчка генерируется ганглиями, лежащими на более низком уровне, в отсутствие сенсорного входа. Следующий шаг — это исследование более высоко расположенных ганглиев с целью выяснить, какие из них участвуют в регуляции этих уже организованных движений. Более ранние работы Франца Хьюбера и его учеников показали, что стрекотание сверчка можно вызвать электрическим раздражением или небольшими разрушениями в мозгу (см. рис. 11.1). Таким образом, мы видим законченную картину поведения, которое организовано в более низко расположенных ганглиях и получает сигналы настройки из ганглиев, лежащих выше сенсорного входа. Характер самого движения определяется эндогенно в низшем торакальном ганглии.

Александер (Alexander, 1968) сопоставил организацию стрекотания сверчка с классической этологической моделью. Он отметил четыре важные особенности:

1. Все формы стрекотания у некоторых сверчков и отдельные формы стрекотания у всех сверчков не зависят у взрослых особей от внешних стимулов и очень мало подвержены влиянию обратной связи.

2. Характер стрекотания в значительной мере предопределен генетически; все изученные до сих пор внешние воздействия влияют на развитие видоспецифических песен лишь в минимальной степени.

3. Характер стрекотания сверчка определяется водителями ритмов, на которые не влияет большинство средовых стимулов.

4. Если прервать пение самца, то интенсивность и специфичность раздражителей, необходимых для возобновления песни, значительно снижается.

Александер приходит к следующему заключению: «Я не вижу в стрекотании сверчков ни одного существенного момента, который не соответствовал бы критериям исходной гидравлической модели Лоренца. Эта модель, выдвинутая в тот период, когда почти ничего не было известно о функции ЦНС, по-видимому, теперь отвергнута как бесполезная большинством исследователей и, может быть, даже самим Лоренцем» (Alexander, 1968, p. 212).

Заключение. Когда пытаешься проиллюстрировать примерами какое-либо положение, всегда рискуешь потерять чувство меры. В организации многих форм поведения существенную роль играют рефлексы и внешние стимулы. Все приведенные и не приведен-

ные здесь примеры подчеркивают то важное положение, что существуют такие типы поведения, которые формируются в результате организованной и эндогенно обусловленной нервной активности, лишь незначительно видоизменяющейся под влиянием внешних стимулов. Обычно эти формы поведения осуществляются низшими отделами нервной системы, а регулируются высшими. Сходство организации такого типа с классической этологической моделью служит яркой иллюстрацией важности этой модели, хотя в наши дни она находит лишь ограниченное применение.

Электрическое раздражение и интегрированные формы поведения

Согласно иерархической модели поведения, разработанной Тинбергеном (Tinbergen, 1951), инстинктивное поведение организовано в виде иерархической структуры, где на высших уровнях находятся инстинктивные центры, управляющие поисковым поведением, завершающими актами, мышцами и их отдельными элементами.

Если принять простую физиологическую интерпретацию модели Тинбергена, то можно ожидать, что в мозгу будут найдены области локализации таких все более и более сложных уровней управления.

Первые попытки локализовать нервные «центры», осуществляющие иерархическую организацию поведения, казались вполне успешными (см., например, von Holst, von St. Paul, 1962, 1963). Электрическое раздражение мозга у курицы вызывало либо простые элементы поведенческого акта, либо сложное интегрированное поведение. Указанные авторы сообщили, что они могут вызвать почти все формы активности и звуков, известные исследователям, работающим с курами (von Holst, von St. Paul, 1962, p. 59). Раздражение некоторых участков мозга вызывало интегрированное поведение, характерное для перехода ко сну: птица переставала есть, оглядываться и ходить, начинала мигать, зевала, усаживалась на насест, встряхивала перьями, втягивала голову и закрывала глаза. Была сделана попытка исследовать конфликтные ситуации, возникающие при одновременном раздражении участков, контролирующих две разные формы поведения. Хотя обычно при этом происходило либо совместное осуществление двух совместимых форм поведения, либо подавление одной формы другой при их несовместимости, некоторые из полученных результатов были более интересными. В нескольких исключительных случаях возникала совершенно новая форма поведения. Когда одновременно раздражали участок мозга, вызывающий агрессивное клевание, и участок, обусловливающий бегство с прижатыми перьями, курица проявляла не свойственное ей в данной ситуации поведение — она начинала неистово бегать и кудахтать, что наблюдается тогда, когда она видит около гнезда более сильного врага.

После появления первых работ по локализации нервных «центров» (von Holst, von St. Paul, 1962, 1963) другие ученые продолжали изучать организацию поведения путем электрического раздражения мозга, используя для этого более сложные методы, в том числе гистологическую проверку положения электродов. В этих более поздних работах редко удавалось получить такие же впечатляющие результаты, как в первых исследованиях. После анализа данных, полученных при раздражении более чем 2600 участков мозга у кур и уток, Филлипс и Янгрен (Phillips, Youngren, 1971) пришли к выводу, что большинство возникающих при этом поведенческих актов были простыми, как, например, поворот головы. Единственной сложной последовательностью действий, которую они наблюдали, было агонистическое поведение. Одновременное раздражение двух участков мозга у молодых чаек приводило только к подавлению одной формы поведения другой, несмотря на тщательный подбор уровней интенсивности тока (Delius, 1973). При электрическом раздражении мозга млекопитающих возникали сложные формы поведения, в том числе поведение, характерное для спаривания, укусы при нападении, угроза при защите, поглощение пищи, чистка шерсти, зевание, исследовательская активность, бегство, грызение предметов (см., например, Roberts et al., 1967; Waldbillig, 1975). Однако участки мозга, вызывающие такое поведение, располагаются более диффузно, чем предполагалось в ранних работах (von Holst, von St. Paul, 1962, 1963).

В настоящее время считается, что сложные формы поведения осуществляются нервными цепями, расположенными в мозгу диффузно, а не в виде тесно организованных центров. Хотя иерархическая модель может принести пользу при умозрительных построениях, касающихся поведения, она, по-видимому, недостаточно хорошо согласуется с организацией нервной системы.

НЕРВНЫЕ МЕХАНИЗМЫ И ПОВЕДЕНИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Бо́льшая часть усилий, обеспечивших в шестидесятые и семидесятые годы нашего века бурное развитие физиологической психологии и родственных ей наук о нервной системе, была направлена на изучение поведения млекопитающих. В качестве примера мы приведем результаты исследований, связанных с регуляцией поведения нескольких функциональных категорий. Наш краткий обзор не претендует на исчерпывающую оценку этой области науки. Если читатель не знаком с основами физиологической психологии и нейроанатомии, то ему, видимо, будет трудно мысленно представлять себе те отделы мозга, о которых идет речь. В этом ему должна помочь схема, приведенная на рис. 11.2. Однако в данный момент для нас важнее общие принципы, нежели определенные структуры.

Копуляционное поведение

Принцип, согласно которому поведение формируется на низших уровнях нервной системы, а регулируется высшими, явно применим не только к насекомым, но и к млекопитающим в отношении регуляции у них копуляционного поведения. Бич (Beach, 1967), например, предложил четыре гипотезы относительно нервного и гормонального контроля копуляции у млекопитающих:

1. Видоспецифические формы поведения при копуляции частично состоят из рефлексов, замыкающихся на уровне спинного и продолговатого мозга (см. рис. 11.2) и способных функционировать после удаления более ростральных (т. е. высших) отделов центральной нервной системы.

2. У интактных взрослых животных низшие отделы мозга в той или иной степени контролируются высшими, причем в некоторых случаях эти контролирующие механизмы оказывают тормозящее действие.

3. Гормоны, выделяемые яичниками и семенниками, мало влияют на низшие отделы мозга.

4. Один из способов воздействия гормонов на копуляцию состоит в изменении степени регуляции низших отделов высшими.

Все выдвинутые Бичем гипотезы, за исключением, возможно, третьей, были подтверждены при изучении копуляционного поведения. Исследования, касающиеся гормонов, будут изложены в главе 12. Здесь же мы рассмотрим некоторые данные, подтверждающие ту точку зрения, что рефлексы, связанные с копуляционным поведением, организованы на уровне низших отделов ЦНС, а регулируются активностью вышележащих отделов.

Спинной мозг. Спинной мозг, отходящий, как показано на рис. 11.2, от продолговатого мозга, часто рассматривают как простой кабель, по которому передаются команды от центральной нервной системы. Однако есть много данных о том, что некоторые рефлексы, в том числе и составляющие копуляционное поведение, организованы на уровне спинного мозга.

Быть может, наиболее наглядное представление об организации спинного мозга дают опыты Харта (Hart, 1967) на спинальных собаках (т. е. таких, у которых полностью прерваны связи между спинным и головным мозгом). Подобные животные не способны поддерживать нормальное положение своего тела или передвигаться. Однако у них можно проверить рефлексы, если поддерживать их в специальных станках. Результаты оказались очень интересными. С помощью тактильного раздражения разных участков пениса Харт смог вызывать у такой собаки четыре рефлекса, которые, как легко было видеть, связаны с нормальным копуляционным поведением. К этим рефлексам относятся эрекция пениса, слабые и сильные движения таза и извержение семенной жидкости. Из работы Харта ясно, что элементы копуляционного пове-

дения, в том числе интенсивная эякуляция и склещивание, осуществляются с помощью спинномозговых механизмов. В другом исследовании были обнаружены сходные сложные рефлексы у самцов крысы, хотя в данном случае связь рефлексов с нормальным поведением менее ясна (Hart, 1968a).

Такой же тип организации спинномозговых механизмов наблюдается и у самок. У спинальной кошки тактильное раздражение области гениталий вызывает ряд четких рефлексов, которые можно связать с нормальным поведением при спаривании (Bard, 1940). Спинальные крысы-самки при тактильном раздражении или садке, осуществляемой самцом, принимают, хотя и не всегда, позу, характерную для нормальных самок при копуляции (лордоз) (Hart, 1969).

Обнимательный рефлекс у лягушек. Особенно наглядным примером организации рефлексов, связанных с копуляционным поведением позвоночных, служит обнимательный рефлекс у самцов *Xenopus laevis* (Hutchison, Poynton, 1963). Во время спаривания лягушки принимают положение *охвата*, при котором самец плотно обнимает самку за туловище и остается в такой позе от 10 до 30 часов. Хатчисон и Пойнтон исследовали этот рефлекс у самцов после различных перерезок мозга. При таких перерезках разрываются все рострокаудальные связи. Результаты показали, что обнимательный рефлекс организован на уровне верхнего отдела продолговатого мозга и в нормальном состоянии тормозится под влиянием структур, расположенных выше продолговатого мозга (рис. 11.5). Если перерезка прошла ниже верхнего отдела продолговатого мозга (рис. 11.5, *А*), то обнимательного рефлекса не возникает из-за того, что прерван путь от организующего центра к мышцам. Если разрез сделан выше уровня тормозных центров (рис. 11.5, *Д* и *Е*), обнимательный рефлекс также не возникает, поскольку тормозные механизмы продолжают функционировать. При перерезках на промежуточных уровнях (рис. 11.5, *В* и *Г*) рефлекс сохраняется, так как происходит отключение тормозного действия вышележащих отделов.

Мозг млекопитающих. Если рефлексы, лежащие в основе копуляционного поведения и организованные на уровне спинного мозга, регулируются головным мозгом, то это поведение должно изменяться в результате различных воздействий на головной мозг. По крайней мере некоторые из таких воздействий должны указывать на торможение низших отделов мозга со стороны высших. Таким образом, мы еще раз должны убедиться в том, что *удаление* части мозга *улучшает* выполнение реакции. Литература, посвященная нервному контролю копуляционного поведения, необычайно обширна (Bermant, Davidson, 1964; Malsbury, Pfaff, 1973; Montagna, Sadler, 1974; Diakow, 1974), поэтому мы упомянем здесь лишь несколько наиболее типичных работ.

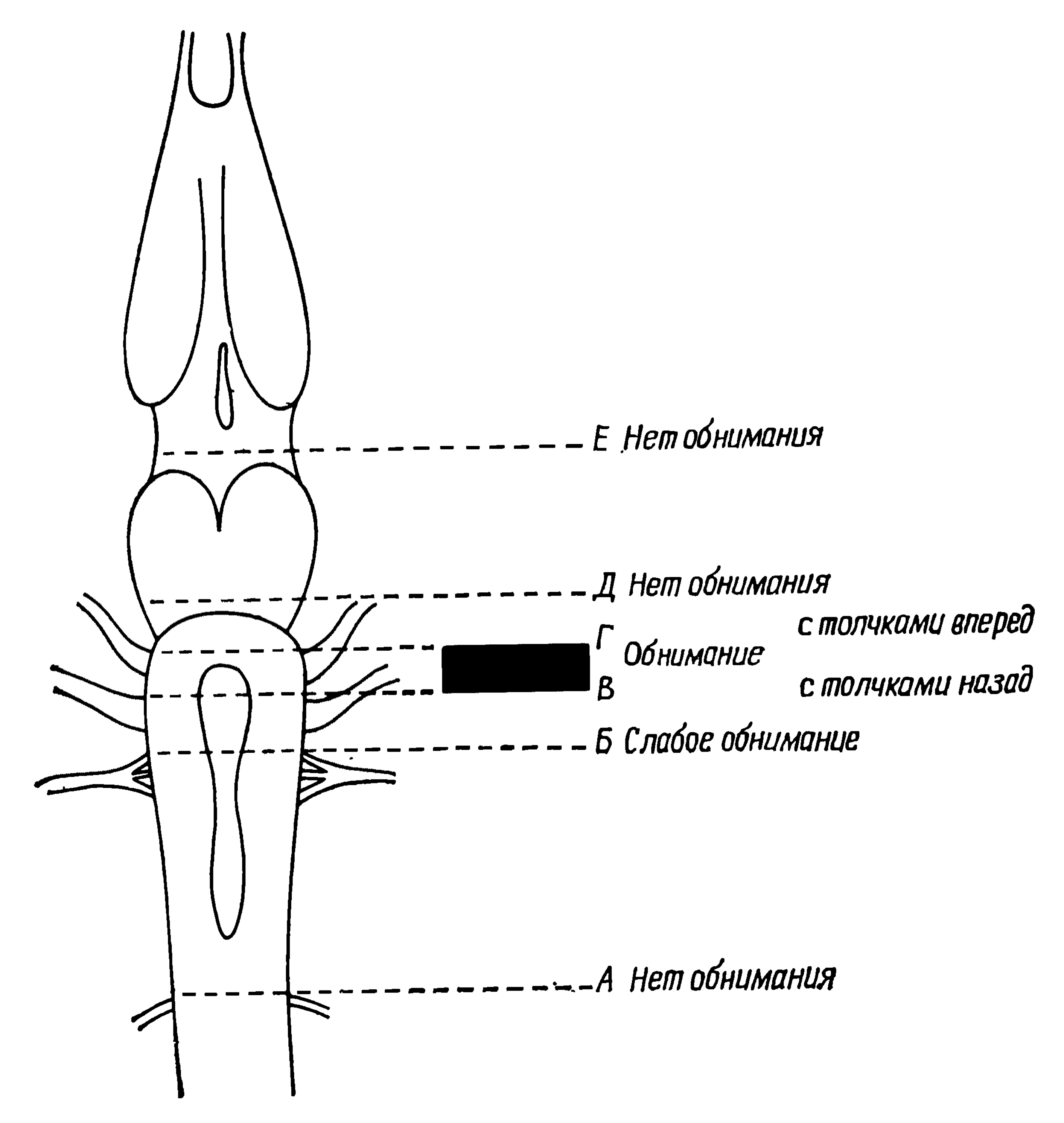


Рис. 11.5. Схема мозга *Xenopus laevis*. Показано, каким образом перерезка мозга на разных уровнях влияет на обнимательный рефлекс самца. (Hutchison, Poynton, 1963.)

При перерезке ниже возбуждающего участка *(А)* или выше тормозной зоны *(Д, Е)* рефлекс отсутствует. Перерезка между тормозными и возбуждающими центрами *(В, Г)* вызывает сильное обнимание, сопровождающееся толчками вперед *(Г)* или назад *(В)*. Перерезка на уровне *Б* приводит к слабому обниманию.

Было показано, что различные повреждения мозга у крыс-самцов способствуют проявлениям копуляционного поведения. Это наблюдается при разрушении ткани мозга на участке между промежуточным и средним мозгом (см. рис. 11.2) (Heimer, Larsson, 1974; Lisk, 1966). Разрушение еще меньшего участка в ростральной части среднего мозга вызывает резкое сокращение постэякуляционных рефрактерных периодов (Clark et al., 1975; Barfield et al., 1975). В отличие от того, что наблюдается обычно после эякуляции, самцы либо совсем не «поют», либо очень быстро прекращают «пение», однако другие компоненты копуляционного поведения остаются нормальными.

Бич (Beach, 1944) обнаружил, что у некоторых крыс-самок после удаления коры больших полушарий наблюдается удлинение

и интенсификация реакции лордоза. Клеменс и др. (Clemens et al., 1967) использовали для этого другой подход, а именно метод *распространяющейся депрессии,* который состоит в том, что на кору больших полушарий воздействуют раствором хлористого калия. KCl вызывает сильное снижение корковой активности — «функциональную декортикацию». При этом у самок после предварительного введения им эстрогена реакция лордоза *усиливалась.*

Не все области мозга оказывают тормозное влияние на копуляционное поведение. Особенно важна в этом отношении область гипоталамуса, расположенная в основании промежуточного мозга (рис. 11.2): она, как правило, облегчает копуляцию. Разрушения как в медиальном пучке переднего мозга, так и в медиальной преоптической области гипоталамуса вызывают у самцов крысы сильные нарушения копуляции, которые обычно не поддаются ни гормональной, ни какой-либо другой терапии (Malsbury, Pfaff, 1973). Электрическое раздражение области гипоталамуса может облегчить копуляцию. Удаление коры больших полушарий нарушает ее (Larsson, 1962, 1964).

На основании литературных данных можно предположить, что области мозга, о которых мы говорили, так же как и другие его отделы, связаны друг с другом сложными взаимоотношениями и вместе с гормональными и сенсорными воздействиями влияют на спинальные рефлексы, управляя таким образом копуляционным поведением.

Нейрохимическая регуляция. Результаты многих исследований указывают на то, что нейромедиаторы, относящиеся к классу биогенных аминов (серотонин, норадреналин, дофамин), участвуют в контроле копуляционного поведения. При действии одного или нескольких подобных веществ у самцов и самок подавляются все рефлексы, характерные для копуляции. У самок, которым предварительно вводили эстроген, лекарственные препараты, снижающие уровень серотонина в мозгу, вызывают облегчение реакции лордоза (Meyerson, 1964; Zemlan et al., 1973). Вещества, повышающие уровень биогенных аминов в мозгу, обычно препятствуют осуществлению лордоза, тогда как вещества, снижающие этот уровень, облегчают реакцию. Коу и др. (Kow et al., 1974) высказали предположение, что в нормальных условиях действие гормона прогестерона, облегчающего копуляцию у самок, состоит в том, что он выключает мозговые серотонинэргические системы, которые в противном случае подавляют копуляционное поведение.

Аналогичные механизмы были обнаружены у крыс-самцов (см., например, Dewsbury, 1975b). Так, введение *n*-хлорфенилаланина, снижающего уровень серотонина в мозгу, облегчает копуляцию у самцов (Tagliamonte et al., 1969; Salis, Dewsbury, 1971).

Для исследования вопроса о том, какой именно из биогенных аминов участвует в контроле копуляции, а также для выяснения тонких механизмов осуществления этого контроля теперь исполь-

зуются более совершенные методы. Например, некоторые проводящие пути мозга содержат особенно много какого-либо определенного нейромедиатора. Повреждение таких малых участков мозга или другие воздействия на них дают возможность получить более точную информацию, чем при системном введении веществ. Это связано с тем, что в последнем случае вводимые вещества вызывают в организме много других эффектов. Приведенные выше данные о сокращении постэякуляционных рефрактерных периодов, наблюдающемся у самцов крыс после небольших разрушений в ростральной части среднего мозга, можно интерпретировать как следствие прерывания дорсального норадреналинового пучка.

Для введения веществ в определенные структуры мозга можно использовать канюли. При имплантации через канюлю веществ, блокирующих серотониновые рецепторы, непосредственно в гипоталамические отделы, в которых, как известно, содержатся серотониновые нервные окончания, было обнаружено облегчение лордоза (Zemlan et al., 1973).

Таким образом, во многих тонких взаимодействиях между структурами мозга, контролирующими спинальные копуляционные рефлексы, по-видимому, участвуют и различные медиаторы. Дальнейшие успехи в развитии более глубоких представлений о функции мозга будут достигнуты при совместном использовании нейрофизиологического и нейрохимического методов исследования.

Сон

Из рассмотрения данных о копуляционном поведении должно быть ясно, что структуры мозга, участвующие в регулировании определенных форм поведения, располагаются в разных отделах мозга. Совершенно не оправдались высказанные ранее надежды на то, что в мозгу есть «центр полового поведения» или «центр агрессии». Необходимость учитывать все существующие нервные цепи нигде не выступает с такой очевидностью, как в вопросе о нервных механизмах сна (см., например, Webb, 1968; Jouvet, 1969; Williams et al., 1973). Структуры, контролирующие сон, находятся в самых разных участках мозга.

Важную роль в пробуждении спящего животного играет *ретикулярная активирующая система* — участок в центральной части ствола мозга, начинающийся на уровне продолговатого мозга и идущий через средний мозг к таламусу и промежуточному мозгу (см. рис. 11.2). Электрическое раздражение этой области вызывает пробуждение спящего животного, а ее повреждение приводит к тому, что животное не может выйти из состояния сна. Однако ретикулярная активирующая система — не единственный отдел мозга, необходимый для поддержания бодрствования. Столь же важны, по-видимому, и многие другие структуры, особенно задний отдел гипоталамуса.

Когда-то считалось, что сон — это *пассивный* результат исключения сенсорной стимуляции, однако теперь ясно, что это *активный* процесс, обусловленный повышением нервной активности в определенных отделах мозга. Сон можно вызывать электрическим раздражением целого ряда участков мозга, в том числе коры, таламуса, субталамуса, гипоталамуса, среднего мозга, моста, мозжечка, продолговатого и спинного мозга. В возникновении и поддержании медленноволнового сна (стр. 71) очень важную роль играют ядра шва (удлиненная группа ядер в центральной части ствола мозга), а также некоторые структуры основания переднего мозга. Кошки после разрушения у них ядер шва не спят в течение нескольких дней. Ядра шва — это область, особенно интересная в том отношении, что она исключительно богата серотонином, который, по-видимому, необходим для медленноволнового сна. *п*-Хлорфенилаланин, подавляющий синтез серотонина, нарушает нормальный сон. Лекарственные вещества, повышающие уровень биогенных аминов (включая серотонин), например ингибиторы моноаминоксидазы, обычно усиливают медленноволновой сон.

Для регуляции парадоксального сна особенно важна группа ядер, расположенная в каудальном отделе варолиева моста. Повреждение этой области приводит к утрате парадоксального сна, хотя нормальный цикл смены сна и бодрствования сохраняется.

Область среднего мозга и моста, называемая locus coeruleus, особенно богата волокнами, содержащими норадреналин. Повреждения в этом участке мозга нарушают парадоксальный сон. Большое число фармакологических препаратов, влияющих на уровень норадреналина, как правило, изменяют и парадоксальный сон. Однако этот сон контролируется не только норадреналином. Жуве высказал гипотезу о «трехключевом механизме» инициации парадоксального сна. В этом механизме участвуют: 1) серотонинэргические области ядер шва, 2) холинэргическое звено и 3) богатая норадреналином область locus coeruleus, включающаяся на последнем этапе.

Природа механизмов, регулирующих сон, еще плохо изучена. В этом коротком разделе дана сильно упрощенная картина регуляции сна. Эта проблема активно исследуется большой группой ученых, которые используют анатомические, физиологические и биохимические методы.

Материнское поведение

В регуляции материнского поведения участвует большое число структур мозга (Lamb, 1975). Повреждение их обычно ведет к двум типам нарушений: либо к полному прекращению материнского поведения, либо к изменению его тонкой интеграции.

Повреждение медиальной преоптической области гипоталамуса сильно нарушает у крысы материнское поведение. Самки не строят

гнезд для крысят, не переносят и не кормят их (Numan, 1974). Есть данные, указывающие на то, что раздражение гипоталамуса может индуцировать материнское поведение. Изменения в уровне норадреналина в гипоталамусе коррелируют с моментом рождения детенышей и началом заботы о них (Moltz et al., 1975).

Во многих работах по материнскому поведению большое внимание уделяется лимбической системе переднего мозга — группе структур, участвующих в регуляции видоспецифического поведения. У крыс нарушения материнского поведения, вызванные повреждением цингулярной коры, по своему характеру отличались от тех, которые возникали при повреждении гипоталамуса. Хотя у самок, по всей видимости, имелась «мотивация» к проявлению материнского поведения, они, как правило, были не способны выполнить всю последовательность организованных действий, необходимых для того, чтобы это поведение достигло цели. Так, например, вместо того чтобы перенести детеныша обратно в гнездо, самка брала его в зубы, ходила с ним по клетке, а затем клала его где-нибудь в стороне от гнезда (Slotnick, 1967). Кроме того, нарушения, наблюдаемые у мышей после повреждения перегородки, возникают, по-видимому, не вследствие выпадения какого-либо звена материнского поведения, а потому, что мыши не могут подавлять ненужные в данный момент реакции (Carlson, Thomas, 1968).

Интерпретация этих и других экспериментов наталкивается на одну и ту же трудность — межвидовые различия. Так, например, повреждение цингулярной коры вызывает у крыс значительные нарушения, а у мышей — минимальные сдвиги. Как уже ранее подчеркивалось, при любых попытках сформулировать «общие законы» поведения следует принимать во внимание природу организма.

Потребление пищи

Читатель теперь уже может догадаться, что потребление пищи регулируется большим числом нервных структур. Однако интерес исследователей сконцентрировался вокруг двух отделов гипоталамуса — латерального (ЛГ) и вентромедиального (ВМГ) (обзоры: Grossman, 1967; Wayner, Carey, 1973). Оба отдела тесно, хотя и совершенно по-разному, связаны с пищевым поведением животных. Повреждения ЛГ вызывают «синдром латерального гипоталамуса», постепенное проявление которого описано Тейтельбаумом и Эпштейном (Teitelbaum, Epstein, 1962). Сразу после операции крыса не ест и не пьет. Затем животное последовательно проходит через несколько стадий: сначала крыса ест только вкусную пищу, например шоколад; после этого у нее появляется способность регулировать потребление пищи; на следующем этапе она ест только сухую пищу и наконец начинает пить воду. Электриче-

ское раздражение ЛГ у интактных крыс повышает потребление пищи, тогда как инъекция в ЛГ анестетиков снижает его. Исследования Гроссмана (Grossman, 1960) показали, что в ЛГ существует своего рода химическое кодирование поглощения пищи и воды. После введения в ЛГ канюли с холинэргическим передатчиком животное начинает пить, а после введения норадреналина — есть.

В противоположность *афагии,* т. е. прекращению приема пищи, наблюдающейся при повреждении ЛГ, *гиперфагия* — усиленное поглощение пищи — возникает при повреждении ВМГ. Сначала вес тела у крыс увеличивается очень быстро, но затем они начинают регулировать его так, что остаются на каком-то постоянном уровне тучности. Электрическое раздражение ВМГ снижает у крыс потребление пищи, тогда как введение через канюлю анестетиков приводит к тому, что уже насытившиеся крысы снова начинают есть. Помимо того что крысы с повреждениями ВМГ переедают, у них обнаруживаются также и некоторые другие особенности поведения, связанного с приемом пищи. У таких крыс уровень потребления пищи снижается по сравнению с нормальными животными при снижении калорийности пищи, ухудшении ее вкуса путем добавления хинина или увеличении общей работы, которую крыса должна проделать, чтобы получить пищу.

Хотя у большинства исследователей нет разногласий по поводу основных явлений, наблюдаемых при воздействиях на ЛГ и ВМГ, полученным результатам даются самые разнообразные интерпретации. Согласно классической точке зрения, ЛГ — это «центр голода», а ВМГ — «центр насыщения». Считалось, что химические вещества, находящиеся в крови и жидкостях головного мозга, воздействуют на ВМГ и изменяют степень его тормозного влияния на ЛГ Потребление пищи начинается с того момента, когда торможение ЛГ прекращается вследствие ответной реакции со стороны ВМГ на химические или какие-либо другие стимулы. Хотя эта схема довольно правдоподобна, результаты многих более поздних работ свидетельствуют о том, что она слишком упрощена; поэтому были предложены другие интерпретации имеющихся данных. По одним представлениям, ЛГ и ВМГ участвуют в определении «точек отсчета», относительно которых регулируется вес тела (Keesey, Powley, 1975). Согласно этому взгляду, он регулируется по отношению к какому-то уже заранее определенному уровню, подобно тому как заранее устанавливается необходимая температура термостата. При повреждениях ЛГ и ВМГ «точки отсчета» устанавливаются заново.

По другим представлениям, нарушения, возникающие, как принято думать, вследствие повреждений ЛГ и ВМГ, на самом деле обусловлены какими-то иными причинами. Скорее всего, в таких опытах одновременно повреждаются и расположенные рядом с ЛГ и ВМГ проводящие пути, волокна которых богаты биогенными

аминами, и именно это повреждение служит причиной наблюдаемых эффектов (Gold, 1973; Wayner, Carey, 1973). Диаметрально противоположную позицию занимают Алског и др. (Ahlskog et al., 1975).

Пока еще не ясно, удастся ли в конце концов примирить и объединить все высказанные точки зрения. Ясно одно — классическое представление о существовании дискретных центров, контролирующих поведение, оказалось упрощенным.

Цейглер (Zeigler, 1976) детально изучил регуляцию потребления пищи у голубей. Значение его работы заключается не только в том, что в ней была описана интересная система контроля, но и в том, что она заставила заново пересмотреть результаты многих исследований, проведенных на млекопитающих, особенно тех, которые касаются сенсорной основы поведения. Эта работа содержит веские аргументы, подтверждающие важность сравнительных исследований для изучения нервных механизмов поведения.

Агрессивное поведение

Как уже говорилось в главе 6, Мойер (Moyer, 1968, 1976) предложил рассматривать агрессивное поведение не как единую категорию, а как конгломерат весьма различных форм поведения, сгруппированных вместе просто для удобства классификации. В качестве первого шага в разработке полезной классификации агрессивного поведения Мойер предложил разделить его на восемь категорий: агрессивность хищника, агрессивность самцов-соперников, агрессивность, порождаемая страхом, агрессивность, вызванная раздражительностью, агрессивность, связанная с защитой территории, материнская агрессивность, агрессия как инструментальная реакция и агрессивность, связанная с половым поведением. Основная задача, которую ставил перед собой Мойер при составлении этого перечня, заключалась в попытке навести порядок в массе противоречивых данных, полученных при исследовании физиологических факторов, определяющих агрессивность и коррелирующих с ее проявлениями. Предложения Мойера оказали определенное влияние на некоторых исследователей, которые использовали его классификацию при обзоре работ, касающихся разных форм агрессивного поведения (см., например, Moyer, 1968; Conner, 1972; Eichelman, Thoa, 1973; Avis, 1974). Мы мало что знаем о физиологической основе таких форм поведения, как агрессивность, вызванная страхом, агрессивность, связанная с защитой территории или детенышей, агрессия как инструментальная реакция и агрессивность, связанная с половым поведением. Внимание исследователей было сосредоточено на изучении агрессивности хищника, агрессивности, вызванной раздражительностью, и такой формы поведения, которую разные авторы называют «межсамцовой», «спонтан-

ной» или «вызванной изоляцией» агрессивностью. Мы отдельно рассмотрим каждый из этих типов поведения.

Агрессивность хищника. С самого начала следует отметить, что многие исследователи рассматривают поведение хищника не как одну из форм агрессивного поведения, а как функционально самостоятельную категорию. Но как бы ни классифицировать это поведение, связанное с нападением одних видов животных на другие и часто принимающее характер охоты за добычей, оно занимает большое место в исследованиях. Особое внимание уделялось изучению некоторых лабораторных моделей этого поведения, в том числе «охоты» кошек на крыс и крыс — на мышей и лягушек.

Области мозга, участвующие в регуляции агрессивного поведения хищника, включают гипоталамус, лобные отделы коры больших полушарий и миндалину. У кошек при раздражении гипоталамуса отмечаются реакции двух типов (Wasman, Flynn, 1962). Раздражение медиального гипоталамуса вызывает «аффективную атаку», сопровождающуюся симптомами ярости, которая может быть направлена на самые разные объекты. Напротив, при раздражении латерального гипоталамуса наблюдается спокойное нападение с укусами. Если вспомнить, что говорилось выше о роли латерального гипоталамуса в организации пищевого поведения, то не следует удивляться его участию в контроле агрессивной реакции хищника. Однако есть многочисленные данные, указывающие на то, что нападение хищника на жертву, хотя оно часто связано с потреблением пищи, в значительной мере основано не на чувстве голода (O'Boyle, 1974).

Гормоны гонад мало влияют на агрессивность хищника в отличие от их действия на большую часть других форм агрессивного поведения. Агрессивность крыс в отношении мышей изменяется под влиянием целого ряда фармакологических препаратов, включая вещества, воздействующие как на холинэргическую систему, так и на биогенные амины. Например, *п*-хлорфенилаланин, снижающий уровень серотонина, стимулирует нападение крыс на мышей (Eichelman, Thoa, 1973).

Агрессивность, вызванная раздражительностью. Наиболее распространенный способ исследования этой формы агрессивности — воздействие на животных электрическим током. Если двух животных, например крыс, которые в норме при содержании их в одной клетке не проявляют по отношению друг к другу заметной агрессивности, подвергают периодическому воздействию электрического тока, то между ними часто возникают драки. В регуляции агрессивной формы поведения, связанной с раздражительностью, в числе других структур важную роль играет вентромедиальное ядро гипоталамуса (Grossman, 1972). На эту форму агрессивности влияют также гормоны гонад (см. гл. 12).

Есть данные, позволяющие предполагать, что в регуляции агрессивности, вызванной током, принимают участие холинэргиче-

ская система и норадреналин. Серотонин, по-видимому, не участвует в организации этого поведения. Возможно, что вызванная ударами тока агрессия относится к тем видоспецифическим формам поведения, которые не подвержены изменениям под действием *п*-хлорфенилаланина (Conner et al., 1970).

Межсамцовая агрессивность. Для изучения этой формы агрессивности обычно применяется изолированное содержание особей с последующим объединением их в пары. Такая предварительная изоляция часто оказывает решающее влияние на проявление агрессивного поведения. В условиях изоляции у самцов усиливается склонность к дракам и одновременно снижается уровень серотонина и норадреналина в мозгу. Есть указания, что усиление склонности к дракам, возможно, связано со снижением уровня биогенных аминов (Welch, Welch, 1970). Вероятность возникновения межсамцовой агрессивности изменяется под влиянием целого ряда фармакологических препаратов. Антихолинэргические вещества (т. е. вещества, нарушающие функцию ацетилхолина) тормозят агрессивность, вызванную изоляцией. Интерпретация данных о влиянии фармакологических препаратов на эту форму агрессивного поведения осложняется тем, что оно может подавляться веществами, которые либо повышают, либо понижают уровень ацетилхолина, серотонина и норадреналина в мозгу.

Баннел и его сотрудники (см., например, Sodetz, Bunnell, 1970; Bunnell et al., 1970) исследовали нервный субстрат агрессивности, вызванной изоляцией и связанной с доминированием, у хомячков. Самцов содержали отдельно друг от друга, за исключением тех периодов, когда их испытывали на агрессивность и доминирование. Для полного описания поведения хомячков было использовано 28 признаков, характеризующих это поведение. Эффект, вызванный повреждением того или иного отдела мозга, можно было выявить с помощью графиков, показывающих вероятность перехода от одной формы поведения к другой. Важную роль в таком исследовании играет сочетание тонкого анализа поведения с физиологическими воздействиями на животное. Было обнаружено, что повреждение миндалины изменяет все общественные взаимодействия между животными. У самцов, занимавших до операции доминирующее положение, снижалась частота агрессивных реакций, а у самцов, занимавших подчиненное положение, — частота реакций, выражающих подчинение.

Содец и Баннел (Sodetz, Bunnell, 1970) показали, что разрушение перегородки (septum) усиливает агрессивность как у хомячков, не имевших опыта общественного взаимодействия, так и у хомячков, занимавших до операции доминирующее положение. Однако если до операции самец потерпел поражение в драке, то после операции у него не наблюдалось усиления агрессивного поведения. Более того, у таких животных появлялась некоторая склонность к еще большей подчиненности, чем до операции. Из резуль-

татов этого исследования можно заключить, что между прошлым опытом данной особи и эффектом, вызываемым операцией, имеет место определенное взаимодействие. Удаление одного и того же участка нервной ткани оказывает разное влияние на животных, имеющих разную предысторию.

Дельгадо (см., например, Delgado, 1966) провел широкую программу исследований с использованием электрического раздражения мозга. Он обнаружил, что агрессивное поведение возникает при раздражении разных участков мозга. Не менее интересно то, что, как выяснилось, некоторые ядра мозга тормозят агрессивное поведение. Наиболее впечатляющий опыт, проведенный Дельгадо, заключался в том, что под влиянием электрического раздражения мозга бык на арене прекращал нападение. У макаков-резусов агрессивное поведение тормозилось при раздражении хвостатого ядра переднего мозга. Когда нескольких резусов содержали вместе, подчиненные животные научались нажимать на рычаг, включающий электрическое раздражение хвостатого ядра у доминирующего самца, и таким способом подавляли его агрессивность (Delgado, 1963).

КРАТКИЕ ВЫВОДЫ

У видов, возникших позднее, в процессе эволюции наблюдается общая тенденция к централизации и дифференциации нервной системы. У позвоночных на различных эволюционных путях обнаруживается увеличение или уменьшение относительных размеров определенных структур мозга. Эволюция направлена на увеличение мозга.

К основным методам, применяемым для исследования функции мозга, относятся повреждение или удаление отдельных его структур, регистрация электрической активности и электрическое раздражение мозга, а также введение в него различных химических веществ.

Было подтверждено высказанное этологами предположение, что поведенческие реакции осуществляются низшими отделами мозга, а тормозятся в результате активности вышележащих отделов. Сложные формы поведения могут реализоваться при участии одних только низших отделов мозга без каких-либо воздействий со стороны высших отделов или сенсорных органов. Примеры такого общего плана организации можно видеть в копуляции и передвижении богомолов, полете саранчи и стрекотании сверчков.

Электрическое раздражение мозга не выявляет простой иерархической организации поведения. Напротив, структуры, регулирующие поведение, распределены, по-видимому, по всему мозгу.

В главе дается краткий обзор работ, посвященных нервным механизмам копуляции, сна, материнского поведения, потребления пищи и агрессивности. Рефлексы, лежащие в основе копуля-

ционного поведения млекопитающих, организованы, очевидно, на уровне низших отделов, а регулируются более высоко расположенными центрами. Видоспецифические формы поведения, вероятно, обычно испытывают влияние многих участков мозга, расположенных в разных его отделах. Хотя определенные нервные цепи могут иметь важное значение для данной формы поведения, по-видимому, нет никаких специальных «центров», полностью ответственных за осуществление сложных видоспецифических форм поведения. Одновременное использование разных методов исследования мозга, включая нейрохимический анализ, способствует лучшему пониманию нервных механизмов, контролирующих поведение млекопитающих.

Глава 12

ГОРМОНЫ И ПОВЕДЕНИЕ

Гормоны — это выделяемые особыми железами вещества, которые переходят в кровь и вызывают специфический эффект в каком-либо другом органе тела. Таким образом, они представляют собой химические сигналы, служащие для передачи информации внутри организма и переносимые с током крови. В 1849 году А. Бертольд заметил, что у кастрированных петушков происходит редукция гребня и шпор, они перестают петь и у них исчезает половое поведение. Пересадка гонады в какой-либо участок тела, где может установиться ее функциональная связь с кровеносным руслом, предотвращает такие изменения. Бертольд заключил, что семенники выделяют в кровоток что-то такое, что поддерживает вторичные половые признаки и соответствующее поведение. Со времени наблюдений Бертольда создалась целая область исследований, охватывающая смежные дисциплины, — «эндокринология поведения», или «психонейроэндокринология». Мы рассмотрим некоторые главные принципы и открытия в этой области — третьей из тех, что связаны с механизмами поведения. Хотя гормоны играют важную роль и у многих беспозвоночных, особенно у насекомых, мы сосредоточим внимание на позвоночных, главным образом на млекопитающих.

ГОРМОНЫ И РЕГУЛИРОВАНИЕ ИХ СЕКРЕЦИИ

Органы, выделяющие гормоны и функционирующие, таким образом, как *эндокринные железы*, разбросаны по всему телу. Гормоны, выделяемые щитовидной и паращитовидными железами, поджелудочной железой и слизистой желудочно-кишечного тракта, не оказывают явного непосредственного влияния на поведение и далее рассматриваться не будут. Гормоны других эндокринных желез (см. Turner, Bagnara, 1971) вызывают многосторонние и четко определенные эффекты, затрагивающие поведение.

Гормоны, важные для регуляции поведения

Главными источниками гормонов, влияющих на поведение, служат гонады (половые железы) и плацента, надпочечники и гипофиз (расположенный у основания мозга непосредственно под гипоталамусом).

Гормоны гонад и плаценты. Семенники самца вырабатывают главным образом *андрогены* (например, тестостерон). Тестостерон влияет на развитие и поддержание в активном состоянии репродуктивных органов самца, развитие вторичных половых признаков и поведение. Яичники самки продуцируют *эстрогены* (например, эстрадиол и эстрон) и *прогестины* (например, прогестерон). Эстрогены способствуют развитию и активности женской репродуктивной системы, развитию вторичных половых признаков, стимулируют молочные железы и регулируют поведение. Прогестины часто действуют совместно с эстрогенами, как, например, в процессе регуляции развития половой системы, молочных желез и поведения. Прогестины необходимы для подготовки слизистой матки к имплантации оплодотворенного яйца и для поддержания беременности.

Гормоны надпочечников. Внутренняя часть (*мозговое вещество*) надпочечников и их наружный слой (*кора*) секретируют разные гормоны, имеющие разные функции. Мозговое вещество выделяет *адреналин* и *норадреналин.* Оба они выделяются при чрезвычайных обстоятельствах. Адреналин воздействует на сердечную мышцу, гладкую мускулатуру и артериолы — он повышает частоту сердечных сокращений и давление крови. Норадреналин действует как передатчик в вегетативной нервной системе, вызывает сокращение артериол, увеличивает периферическое сопротивление кровотоку и способствует поддержанию кровяного давления.

Кора надпочечников выделяет по меньшей мере 28 различных стероидных гормонов, которые влияют на обмен веществ и сопротивляемость инфекциям.

Гормоны гипофиза. Гипофиз (рис. 12.1) подразделяют на переднюю, промежуточную и заднюю доли. Задняя доля, или нейрогипофиз, выделяет *вазопрессин* и *окситоцин.* Оба они синтезируются в гипоталамусе. Вазопрессин, или антидиуретический гормон, повышает давление крови и усиливает реабсорбцию воды почками. Окситоцин способствует сокращению гладких мышц, как, например, при стимуляции выделения молока, и сокращению матки в процессе родов и при переносе спермы.

Промежуточная доля гипофиза выделяет меланоцитстимулирующий гормон (МГС), который влияет на распределение пигментных гранул.

Передняя доля гипофиза выделяет целый ряд гормонов, оказывающих как прямое действие на органы-мишени, так и действие, осуществляемое путем регуляции активности других эндокринных желез. Это следующие гормоны:

Соматотропин (СТГ) — стимулирует рост костей и мышц, влияет на обмен веществ.

Адренокортикотропный гормон (АКТГ) — стимулирует секрецию стероидных гормонов корой надпочечников.

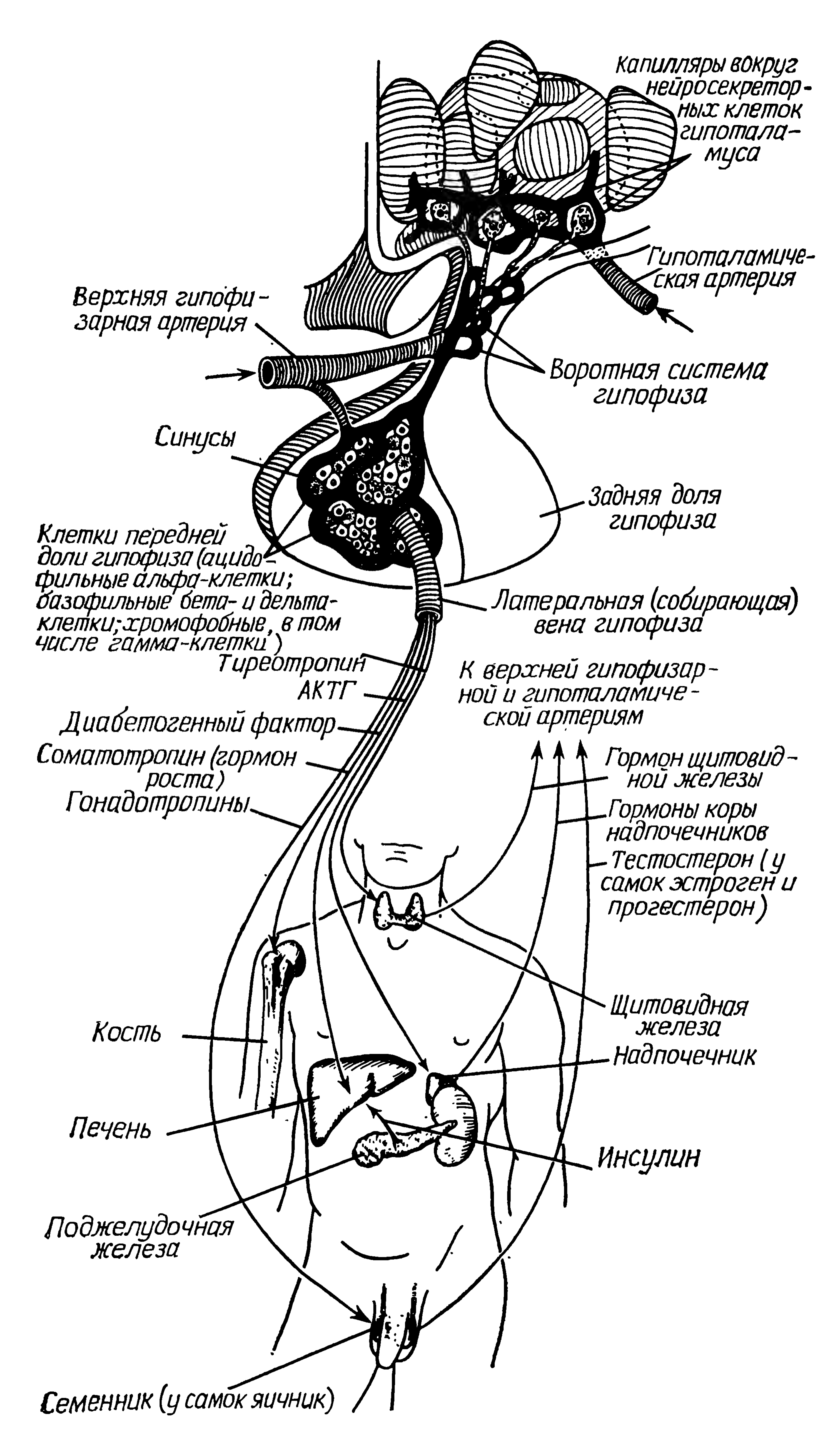


Рис. 12.1. Схема, показывающая связь гипоталамуса с передней долей гипофиза другими эндокринными железами и органами-мишенями. (House, Pansky, 1967.)

Тиреотропный гормон (ТТГ) — стимулирует выделение щитовидной железой гормонов, влияющих на рост.

Пролактин — действует на молочную железу, вызывая секрецию молока, и на яичники, где поддерживает сохранение желтого тела и влияет на секрецию прогестерона.

Фолликулостимулирующий гормон (*ФСГ*) — гонадотропин, который действует на яичники, способствуя росту фолликулов и секреции эстрогена; влияет также на семенники, способствуя образованию спермы.

Лютеинизирующий гормон (ЛГ), или *гормон, стимулирующий интерстициальные клетки,* — гонадотропин, который действует на яичники, вызывая овуляцию и образование желтого тела, а также влияет на секрецию прогестерона. Кроме того, он воздействует на семенники, способствуя секреции андрогенов (мужских половых гормонов).

Хотя разные гормоны вызывают различные эффекты, многие из них по химическому строению очень сходны между собой. Некоторые гормоны даже образуются как промежуточные продукты в процессе синтеза других. Например, образование норадреналина происходит на пути синтеза адреналина, а тестостерон — это промежуточный этап в синтезе эстрадиола.

Выработка гормонов не всегда жестко ограничена определенным органом или полом. Небольшие количества половых гормонов секретируются надпочечниками. У самцов обычно имеются доступные для определения количества «женских» гормонов, а у самок — «мужских».

Важно отметить, что гормоны в ходе эволюции мало изменились. Тестостерон, введенный птице, вызывает у нее птичье поведение, а введенный крысе — характерное для крысы (Beach, 1958). «Эндокринная эволюция — это не эволюция гормонов, а эволюция того, как они используются; проще говоря, эволюционируют не химические формулы, а реактивность, комплексы реакций организма и компетентность тканей» (Medewar, 1953, p. 334).

Нейроэндокринные механизмы обратной связи

Некоторые гормоны участвуют в сложных цепях обратной связи, обеспечивающих регуляцию их образования и секреции. Гипофиз часто называют «главной управляющей железой» эндокринной системы, и к этому есть все основания. Однако гипофиз в свою очередь управляется гипоталамусом.

В главе 8 мы рассматривали влияние раннего опыта на надпочечники и упоминали о концепции «гормоностата» Левина. В термостате выработка тепла начинается и прекращается в результате действия отрицательной обратной связи (при понижении и повышении температуры). Гормоностат действует аналогичным образом. Секреция определенного гормона увеличивается под влиянием

одного из гормонов гипофиза и уменьшается в результате отрицательной обратной связи, включающейся при избыточной выработке этого гормона. Отрицательная обратная связь прекращает секрецию гипофизарного гормона, стимулирующего его выработку.

Гипоталамус оказывает влияние на передний отдел гипофиза, выделяя ряд регуляторных гормонов, называемых *рилизинг-факторами*. Гипоталамус связан с передней долей гипофиза особой системой кровеносных сосудов — *воротной системой гипофиза* (см. рис. 12.1). Гипоталамус выбрасывает в воротную систему рилизинг-факторы (РФ, либерины), и кровь переносит их в гипофиз. К этим факторам относятся, в частности, ФСГ- и ЛГ-рилизинг-факторы (фоллиберин и люлиберин), а также фактор, тормозящий секрецию пролактина. Каждый из них управляет синтезом и секрецией одного из гипофизарных гормонов. Гормоны гипофиза выделяются в кровоток и переносятся к органам-мишеням. В этих органах многие гормоны гипофиза действуют путем стимуляции выработки и секреции других гормонов, а последние в свою очередь не только оказывают специфическое действие на другие *органы-мишени*, но и путем *обратной связи* влияют на гипоталамус (и, возможно, прямо на гипофиз): они уменьшают секрецию соответствующих рилизинг-факторов и тем самым замыкают цепь (см. рис. 12.1). В случае выхода из строя любого звена этой цепи уровень гормона станет или очень высоким или очень низким, в зависимости от локализации поломки, точно так же, как термостат при порче регулятора будет поддерживать или слишком высокую, или слишком низкую температуру.

Подобная система отрицательных обратных связей управляет эстральным циклом у самок. Гипоталамус посылает в гипофиз ФСГ-РФ (фоллиберин), который в свою очередь вызывает секрецию в кровеносное русло ФСГ (см. рис. 12.1). В яичнике ФСГ стимулирует рост яйцевого фолликула и секрецию в кровь эстрогена. Путем обратной связи эстроген действует на гипоталамус и гипофиз и снижает продукцию ФСГ-РФ и ФСГ, увеличивая при этом продукцию ЛГ-РФ (люлиберина) и ЛГ. ЛГ через кровь действует на яичники и вызывает разрыв фолликула (овуляцию) и секрецию прогестерона. Прогестерон путем обратной связи действует на гипоталамус и гипофиз, замыкая цепь (Levine, 1972).

Сходные системы регулируют выделение гормонов надпочечниками и другими эндокринными железами.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ВЛИЯНИЯ ГОРМОНОВ НА ПОВЕДЕНИЕ

Изложив эти вводные сведения о природе гормонов и регулировании их секреции, мы можем перейти к нашему основному предмету — взаимодействию гормонов и поведения. Было показано, что многие гормоны, особенно гормоны надпочечников и репродуктивной системы, в дополнение к другим функциям, которые они

выполняют в организме, влияют непосредственно на поведение. Мы начнем с рассмотрения методов, используемых при изучении взаимодействия гормонов и поведения.

Корреляционные методы

Наиболее простой метод изучения связи между гормонами и поведением — это исследование корреляции между ними. Уровни гормонов у обоих полов колеблются в соответствии с циркадными ритмами, эстральным циклом у самок, годичными циклами размножения и другими факторами. При поиске корреляций между гормонами и поведением в последнем отыскивают такие изменения, которые обнаруживают параллелизм с флуктуациями уровня

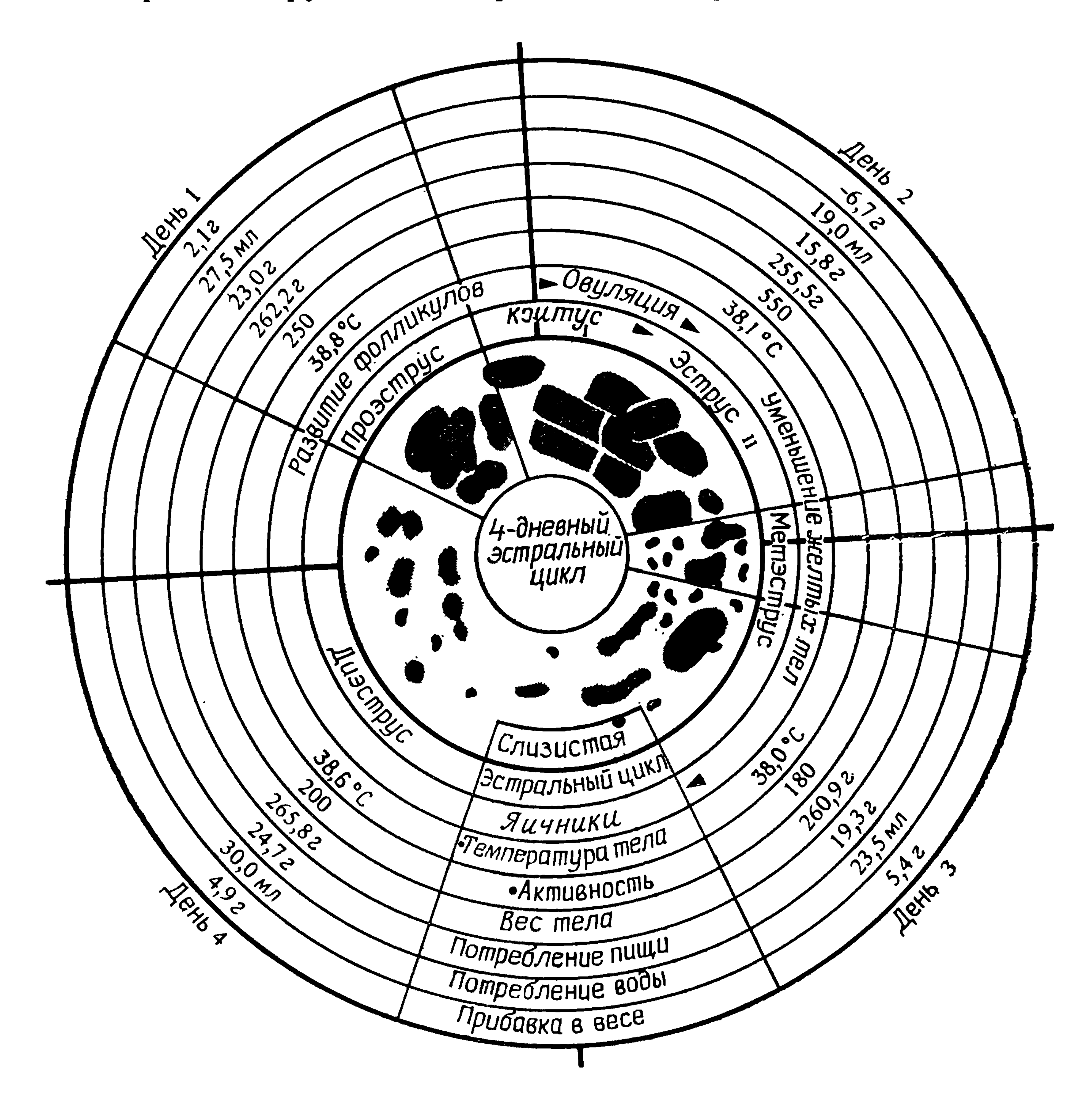


Рис. 12.2. Влияние фаз эстрального цикла у крысы-самки на клетки слизистой влагалища, физиологические показатели и поведение. (Simpson, May, 1973.) Активность выражена числом оборотов колеса в день.

гормонов. Так, например, Адри и Моррис (Udry, Morris, 1968) заметили, что флуктуации в частоте половых сношений и оргазма у женщин параллельны изменениям уровня эстрогенов на протяжении менструального цикла.

На рис. 12.2 представлены некоторые изменения, коррелирующие с ходом 4-дневного эстрального цикла у лабораторных крыс. Фазы эстрального цикла у крысы можно определять, исследуя *влагалищный мазок* — препарат смыва со слизистой оболочки влагалища. В центре рис. 12.2 показаны клетки, характерные для всех стадий цикла — проэструса, эструса, метэструса и диэструса. Как видно из этой схемы, в соответствии с фазами эстрального цикла варьирует много различных форм поведения, в том числе потребление воды и пищи, общая активность и готовность к спариванию.

При современных усовершенствованных методах определения уровня гормонов применение корреляционного метода сильно усложнилось.

Кастрация и заместительная терапия

Более прямые данные о гормональной регуляции поведения можно получить, используя метод кастрации и заместительной терапии. Этот метод прост, и аналогичная процедура применима к

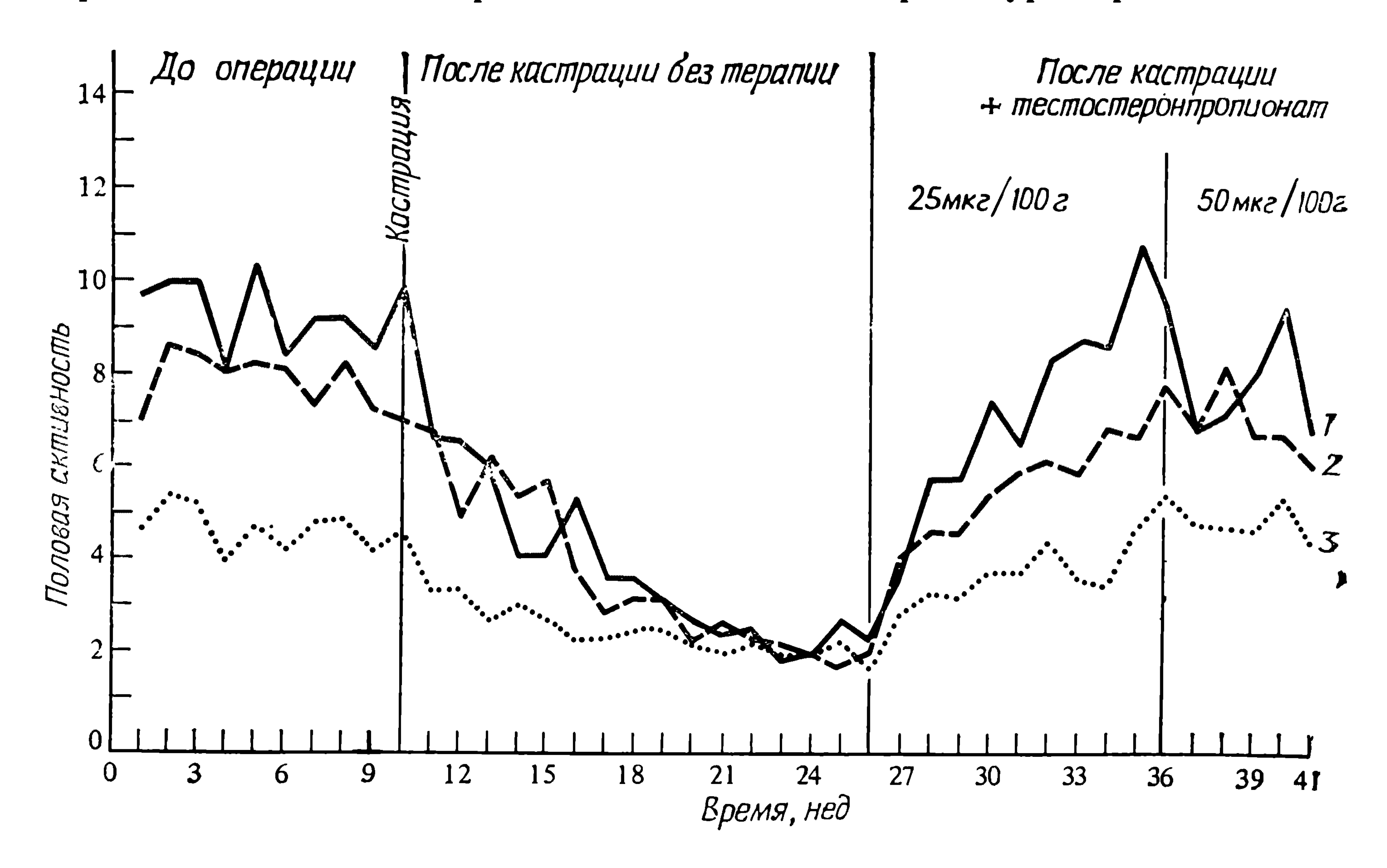


Рис. 12.3. Влияние кастрации и последующего введения тестостеронпропионата на половое поведение самцов морской свинки, имевших первоначально высокий (кривая 1; 8 животных), средний (кривая 2; 7 животных) и низкий (кривая 3; 7 животных) уровни половой активности. (Grunt, Young, 1952.)

любой из эндокринных желез. При этом устраняется источник того или иного гормона. Если данное поведение зависит от какого-то гормона, то после удаления соответствующей железы проявление его должно уменьшиться. Однако такое уменьшение может быть связано с различными факторами (например, с болезненным состоянием). Но если уровень гормона восстановить, вводя синтетический гормон или пересадив новую эндокринную железу, то прежний уровень поведения должен восстановиться. Это более убедительно свидетельствует о влиянии именно данного гормона. Грант и Янг (Grunt, Young, 1952) провели на самцах морских свинок эксперимент с кастрацией и заместительной терапией, причем перед кастрацией животных разделили на три группы по частоте копуляций. Как видно из рис. 12.3, кастрация существенно снизила число копуляций. Ежедневное введение тестостеронпропионата восстанавливало дооперационный уровень этого поведения.

Другие методы

Различные другие методы носят более специализированный характер.

Метод канюль. Было показано, что гормоны влияют на поведение, воздействуя на многочисленные специфические структуры мозга как внутри, так и вне гипоталамической области. В экспериментах с гормонами, так же как при изучении действия на мозг других веществ, можно использовать мозговые канюли, позволяющие определять локализацию чувствительных участков мозга. Барфилд (Barfield, 1971) вводил тестостеронпропионат в мозг кастрированных самцов кольчатой горлицы. Он установил, что для возобновления полового и агрессивного поведения наиболее эффективно воздействие гормона на преоптическую область гипоталамуса.

Захват гормона. Участки мозга, в которых концентрируются гормоны, можно выявлять методом радиоавтографии, используя гормоны, меченные радиоактивным изотопом. Введя животному меченый гормон, позднее можно определить локализацию его в мозгу. Такая информация дает важные дополнительные указания относительно того, на какой участок мозга воздействует данный гормон. Например, у зябликов в nucleus intercollicularis среднего мозга были обнаружены клетки, способные накапливать андрогены. Это та самая область, электрическое раздражение которой вызывает у этих птиц пение. Таким образом, гормоны, по-видимому, влияют на пение зябликов путем воздействия на этот участок среднего мозга (Zigmond et al., 1973).

Перекрестная трансфузия. Теркель и Розенблат (Terkel, Rosenblatt, 1972) разработали метод трансфузии крови между двумя свободно передвигающимися крысами. Путем перекрестной транс-

фузии между крысой-матерью и девственной самкой было установлено, что материнское поведение индуцируется только кровью недавно родившей самки.

Изменение строения гормона. Один из вариантов метода заместительной терапии — это использование гормонов, близких между собой по структуре молекулы. Существует не один женский половой гормон (эстроген), а целое семейство их (например, эстрон, эстрадиол). Недавно было показано, что разные формы гормонов по-разному влияют на поведение; поэтому они могут стать перспективным орудием исследования. Уэйлен и Латж (Whalen, Luttge, 1971) сравнивали способность различных андрогенов — тестостерона, андростендиона и дигидротестостерона — поддерживать копуляционное поведение у кастрированных крыс. Результаты показали, что эффективны те гормоны, которые воздействуют на мозг, тогда как гормоны, влияющие в основном на периферические структуры, неэффективны.

Антигормоны. Известно, что некоторые фармакологические препараты действуют как антигормоны (т. е. вещества, противодействующие эффекту гормона). Для исследования поведения использовали как «антиандрогены», так и «антиэстрогены». Например, Араи и Горски (Arai, Gorski, 1968) показали, что введение антиэстрогена блокирует лордоз, вызываемый у крыс-самок введением эстрадиолбензоата.

МЕХАНИЗМ ДЕЙСТВИЯ ГОРМОНОВ

Гормоны могут влиять на поведение, воздействуя на сенсорно-перцептивные механизмы, на активность нервной системы и на эффекторные механизмы, необходимые для осуществления данных поведенческих актов.

Влияние гормонов на сенсорно-перцептивные механизмы

Многочисленные исследования показали, что под влиянием гормонов находится как способность к выделению стимулов, так и предпочтение определенных стимулов. У женщин зрительная чувствительность, определяемая по способности замечать слабый свет, изменяется на протяжении менструального цикла. Она наиболее высока примерно в период овуляции и резко снижается ко времени менструации (Diamond et al., 1972). Способность крыс-самок обнаруживать запахи варьирует с изменением уровней эстрогена и прогестерона на разных стадиях эстрального цикла, а также при ложной беременности и после овариэктомии и введения андрогенов (Pietras, Moulton, 1974). Регистрация электрической активности срамного нерва крыс-самок (Komisaruk et al., 1972) показала, что его рецептивное поле (т. е. та область тела,

тактильное раздражение которой влияет на активность в этом нерве) лежит в области гениталий и варьирует по величине в зависимости от уровня эстрогенов.

Интактные и кастрированные крысы не отличаются друг от друга по *чувствительности* к запаху мочи самок, находящихся в эструсе (Carr et al., 1962). Однако, в то время как интактные самцы, имеющие опыт полового поведения, предпочитают запах самок в эструсе запаху самок в диэструсе, самцы, не имеющие опыта, и кастрированные самцы такого предпочтения не обнаруживают (Carr et al., 1965). Таким образом, здесь оказывает влияние как прошлый опыт, так и уровень гормонов.

Вспомним о том, что для размножения колюшки переходят из соленой воды в пресную. Если зимой к соленой воде, в которой содержат колюшек, добавить тироксин, они начнут предпочитать пресную воду — условие, необходимое для миграции вверх по течению (Baggerman, 1962).

Влияние гормонов на нервные механизмы

В нервной системе гормоны влияют на морфологические структуры, на физиологическую активность и на функцию нейромедиаторов. Например, половой диморфизм в морфологии синапсов на шипиках дендритов в преоптической области гипоталамуса у крысы зависит от действия гормонов (Raisman, Field, 1973). Эстроген, прогестерон и тестостерон воздействуют на активность головного мозга, что отражается в изменениях ЭЭГ, вызванных потенциалов и активности отдельных нейронов (Komisaruk, 1971; Pfaff et al., 1973). Гормоны влияют на уровень моноаминов в мозгу и в свою очередь находятся под влиянием этого уровня. Например, эстроген вызывает снижение концентрации норадреналина в передней части гипоталамуса (Donoso, Cukier, 1968). Коу и др. (Kow et al., 1974) высказали предположение, что влияние прогестерона на мозг осуществляется путем тормозящего воздействия на серотонинэргическую активность. Гормоны поступают в определенные клетки-мишени в мозгу и изменяют белоксинтезирующие функции ДНК и РНК (см. McEwen, 1976).

Тестостеронпропионат способен поддерживать определенный уровень половых рефлексов у кастрированных спинальных крыс-самцов. Дигидротестостерон поддерживает целостность периферических рецепторов, но не спинальные рефлексы (Hart, 1973). По-видимому, такие гормоны, как тестостеронпропионат, влияют непосредственно на механизмы спинного мозга. Это несколько противоречит третьему предположению Бича (Beach, 1967) относительно регуляции копуляционного поведения (см. гл. 11)

Влияние гормонов на эффекторы

Гормоны влияют на целый ряд структур, важных для осуществления поведения. Например, у взрослых самцов благородного

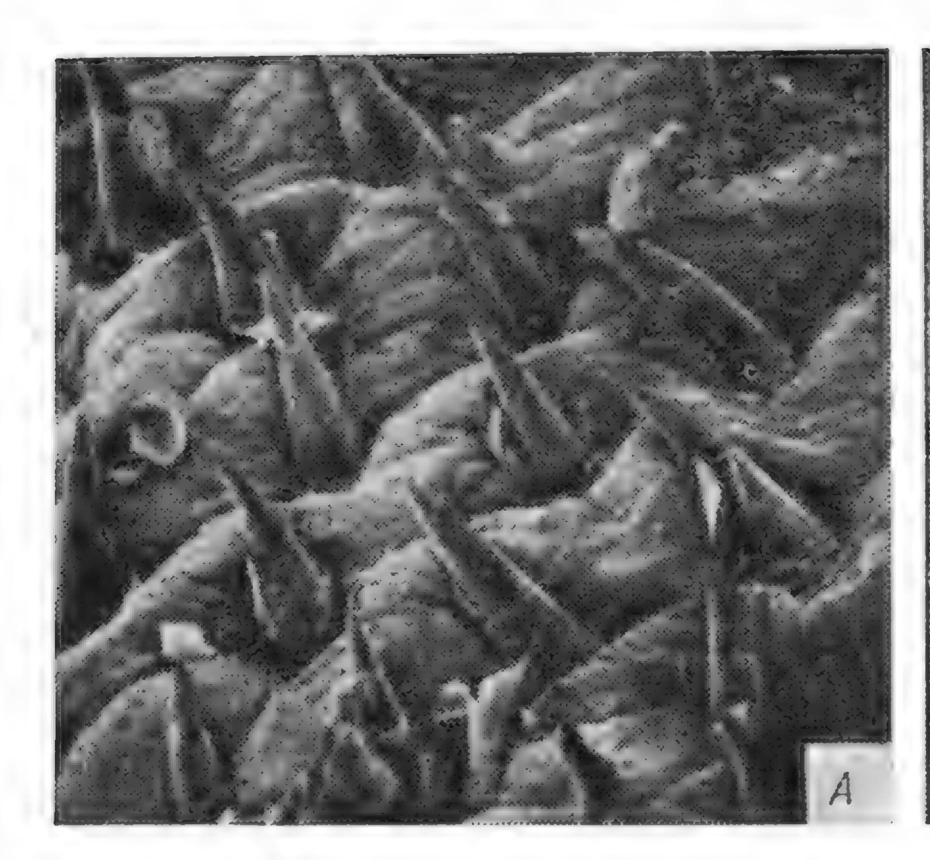




Рис. 12.4. Электронные микрофотографии поверхности пениса крысы, иллюстрирующие влияние кастрации на шипики. На фото *А* — пенис нормального самца с выраженными шипиками; на фото *Б* — пенис самца, кастрированного 8 недель назад; шипики исчезли, а складки эпидермиса сгладились. (Phoenix et al., 1976.)

оленя как поведение, так и цикл смены рогов зависят от андрогенов. Поскольку общественное поведение оленя-самца частично определяется наличием у него рогов, разделить влияние гормонов на поведение и их влияние на развитие рогов не так легко (Lincoln et al., 1972).

Поверхность пениса у самца крысы покрыта шипиками (папиллами) (рис. 12.4), которые, по-видимому, связаны с тактильной чувствительностью. Кастрация приводит к прекращению копуляционного поведения и к исчезновению шипиков (Phoenix et al., 1976). Эти шипики необходимы для осуществления копуляции, видимо, из-за их сенсорной функции.

Еще один эффект гормонов, очень важный для поведения, — это их влияние на выработку феромонов. Как мы уже упоминали, интактные крысы-самцы, имеющие опыт полового поведения, способны различать запах рецептивных и нерецептивных самок. Далее, воздействие андрогенов в раннем возрасте изменяет природу феромонов у мышей-самок и повышает вероятность того, что их будут атаковать самцы (Lee, Griffo, 1973).

РАННИЕ ЭФФЕКТЫ ГОРМОНОВ

Большая часть рассмотренных выше эффектов касалась взрослых животных. Обычно эти эффекты обратимы и не имеют четкой зависимости от возраста. Обратимость выражается в том, что поведение может усиливаться или ослабевать в соответствии с колебаниями уровня гормона, как, например, у нормальных самок в

эстральном цикле, или с периодами введения и прекращения введения гормона у кастрированных самцов. Подобные эффекты можно наблюдать практически в любой из периодов жизни взрослой особи.

Совсем иной характер носит действие гормонов на развивающийся организм. Бич (Beach, 1975) отмечает, что в перинатальный период (т. е. около времени рождения) для действия гормонов характерны следующие особенности:

1) их эффекты *длительны и необратимы;*

2) воздействие возможно лишь в *четко ограниченный период* развития организма;

3) они влияют на системы, которые еще *не развиты в период воздействия*, так что эффект проявляется лишь позднее.

Для перинатальных воздействий имеются, таким образом, четко определенные чувствительные периоды, когда может возникнуть необратимое изменение, которое проявится в более поздние периоды жизни. Интересен параллелизм этого явления с процессом импринтинга.

У грызунов, как и у многих других животных, самцы и самки различаются во многих отношениях. Существует, например, анатомическое различие — как по общему весу тела, так и по наличию либо пениса, либо клитора. В то время как у нормального самца поведение при копуляции включает садку, интромиссии и эякуляции, у самок при этом обнаруживается лордоз и связанные с ним акты содействия копуляции. В то время как у самок грызунов выделение гормонов изменяется циклически, формируя эстральный цикл, у самцов оно имеет тонический характер, почти не обнаруживая цикличности. Самцы и самки различаются и по агрессивности, и по исследовательской активности в «открытом поле», и по многим другим признакам. Было показано, что многие из этих половых различий связаны с перинатальным воздействием половых гормонов.

У грызунов влияние гормонов в перинатальный период подчиняется двум основным правилам:

1) если в течение чувствительного периода на животное воздействуют андрогены, у особи будут развиваться признаки самца, а признаки самки будут подавлены;

2) если в течение чувствительного периода андрогены отсутствуют, у особи будут развиваться признаки самки, а признаки самца не разовьются.

В 1960—70-х годах был целый поток работ, подтверждающих эти обобщения. Рассмотрим типичный эксперимент, взятый из работы Уэйлена и Эдвардса (Whalen, Edwards, 1967); использованные процедуры представлены в табл. 12.1.

Хотя логика построения самого эксперимента совсем проста, здесь следует учитывать ряд тонкостей. Решающим фактором является наличие или отсутствие мужского гормона в чувствитель-

Таблица 12.1

Способы демонстрации влияния гормонов в раннем возрасте у крыс (Whalen, Edwards, 1967)

Генетический пол	Операция в неонатальный период	Инъекции в неонатальный период	Наличие андрогена в организме в неонатальный период	Операция у взрослого животного	Уровень лордоза у взрослого животного после введения ЭБ+П[1])	Частота интромиссий у взрослого животного после введения ТП[2])
♂	Ложная (контроль)	—	+	Кастрация	Низкий	Высокая
♂	Кастрация	—	—	—	Высокий	Низкая
♂	Кастрация	ТП	+	—	Низкий	Высокая
♀	Ложная (контроль)	—	—	Овариэктомия	Высокий	Низкая
♀	Овариэктомия	—	—	—	Высокий	Низкая
♀	Овариэктомия	ТП	+	—	Низкий	Высокая

[1]) ЭБ+П — эстрадиолбензоат и прогестерон.
[2]) ТП — тестостеронпропионат.

ный период, который у крыс приходится на первые несколько дней жизни. Уэйлен и Эдвардс исследовали как самцов, так и самок. У первой группы самцов осуществляли «ложную операцию», и они не получали гормонов в неонатальный период. Поскольку у новорожденных самцов в крови содержится достаточное количество андрогенов (Resko et al., 1968), у этой группы крысят в чувствительный период андрогены в крови были. Вторую группу самцов кастрировали при рождении и не вводили им гормонов, так что у них в течение чувствительного периода андрогенов в крови не было. Третью группу самцов кастрировали, но вводили им тестостеронпропионат (ТП); поэтому, несмотря на кастрацию, определенный уровень андрогенов у них поддерживался. Эта схема похожа на ту, что применялась в экспериментах с кастрацией и заместительной терапией, но здесь она приспособлена для новорожденных животных. У самок, которых либо подвергали ложной операции и не вводили гормонов, либо подвергали овариэктомии и не вводили гормонов, андрогены отсутствовали. У овариэктомированных самок, которым вводили ТП в течение чувствительного периода, создавался определенный уровень андрогенов.

Тестировать животных нужно было в одинаковых условиях, но при этом требовалось, чтобы нормальные животные могли проявить поведение женского или мужского типа при спаривании. Чтобы уравнять условия для всех групп, у взрослых животных, ранее не кастрированных, удаляли семенники или яичники. Поскольку даже нормальная взрослая крыса-самка редко осуществляет лордоз, если в данное время у нее нет нужного уровня определенных гормонов, поведение нормальных самок тестировалось

в присутствии нормального самца сразу после введения им эстрадиолбензоата и прогестерона (ЭБ+П). Подобным же образом поведение самцов тестировалось с рецептивными самками после введения самцам ТП.

Как видно из табл. 12.1, были получены четкие результаты. Независимо от того, каким был генетический пол животного и каков был источник полового гормона, крысы, у которых в первые несколько дней жизни имелся достаточный уровень андрогена, во взрослом состоянии совершали значительно больше интромиссий или актов, подобных интромиссии, и обнаруживали намного более низкий уровень лордоза, чем животные, у которых андрогенов в крови не было. Эти данные полностью согласуются с двумя приведенными выше общими положениями.

Поскольку развитие периферических структур — пениса и клитора — зависит от наличия гормонов, интерпретация их раннего влияния на поведение самцов встретила определенные трудности. В некоторых опытах оказалось, что наличие андрогенов в ранний период жизни не влияет на частоту садок (без интромиссий); однако в настоящее время очевидно, что хотя периферические факторы часто играют определенную роль, с ними нельзя связывать все наблюдаемые различия. Уровень гормонов в раннем возрасте влияет и на центральную нервную систему.

Сроки чувствительного периода различны у разных млекопитающих. У лабораторных крыс, мышей и хомячков это время приходится на постнатальный период, а у морских свинок и макаков-резусов — на пренатальный период. Клеменс (Clemens, 1973) связывает чувствительный период у разных видов грызунов с временем дифференцировки развивающихся гонад в семенники и яичники.

Показано, что раннее влияние гормонов обнаруживается у многих млекопитающих, включая макаков-резусов (Phoenix et al., 1968). Исследования по дифференцировке пола у человека резюмированы в обзоре Мони и Эрхарта (Money, Ehrhart, 1972). Поскольку из этических соображений над людьми невозможно ставить эксперименты, подобные опытам Уэйлена и Эдвардса, исследователей интересовали три клинических синдрома, два из которых обусловлены воздействием на женщин гормонов с маскулинизирующим эффектом. В случае *гермафродитизма, вызванного прогестином,* который вводили матерям для сохранения беременности, во внешности дочерей обнаруживались мужские черты. Естественно, что такое применение прогестина прекратили, как только был обнаружен этот эффект. *Адреногенитальный синдром* представляет собой наследственное заболевание, при котором у женщин надпочечники секретируют андрогены. При *тестикулярной феминизации* у лиц с генетически мужским полом вырабатывается нормальное количество андрогенов, однако ткани-мишени на них не реагируют из-за недостатка одного фермента. В развитии личности

людей с подобными нарушениями решающее значение имеет жизненный опыт. Индивидуум, который был воспитан соответственно как мужчина или как женщина и которому вводили надлежащие гормоны, а также помогали соответствующими протезами, приспосабливается быть тем, кем его воспитали, независимо от истинного генетического пола. В этом отношении человек, по-видимому, отличается от большинства животных. В то же время Мони и Эрхарт выявили у женщин с адреногенитальным синдромом и с гермафродитизмом, вызванным прогестином, ряд тонких признаков того, что эти больные подвергались в пренатальный период воздействию гормонов с андрогеноподобным эффектом. У таких женщин обнаружилась более высокая, чем обычно, частота черт поведения, связанных с культурными навыками, которые больше свойственны мужчинам (например, повышенный интерес к деятельности вне дома, придание большего значения карьере, нежели браку, предпочтение брюк юбкам).

Было показано, что в поведении грызунов изменения, связанные с перинатальным воздействием гормонов, по крайней мере частично зависят от изменений в центральной нервной системе. Как уже говорилось, у самцов и самок крысы половой диморфизм в строении преоптической области мозга можно связать с наличием или отсутствием гормонов в перинатальный период (Raisman, Field, 1973). Имплантация андрогена в вентромедиальное ядро гипоталамуса новорожденных крысят влияет на дифференцировку пола значительно больше, чем имплантация его в другие участки мозга (Nadler, 1972). Харт (Hart, 1968b) нашел, что кастрация в неонатальном периоде вызывает снижение половых рефлексов у спинальных крыс-самцов.

СЛОЖНОСТИ И РЕЗУЛЬТАТЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ В ГОРМОНАЛЬНЫХ ЭФФЕКТАХ

Читателю должно быть ясно, что гормоны влияют на поведение не в одиночку, а во взаимодействии со многими другими факторами. Ниже мы рассмотрим более подробно некоторые из связанных с этим сложностей.

Взаимодействие генотипа и гормонов

Те, кто читал предыдущие главы, не будут удивлены, узнав, что гормоны в своем влиянии на поведение взаимодействуют с генотипом. Так, например, Мак-Коллом и др. (McCollom et al., 1971) исследовали реакцию на введение андрогена у кастрированных петухов двух линий, одна из которых подвергалась отбору на большое, а другая — на малое число завершенных спариваний. Идентичное гормональное воздействие вызвало в этих двух линиях разные эффекты. Частота спариваний вернулась к уровням, характерным

для соответствующей линии до кастрации. Таким образом, оказалось, что межлинейные различия в поведении определялись соматическими причинами, а не различиями в выработке гормона.

Вэйл и др. (Vale el al., 1972) исследовали у мышей взаимодействие генотипа и раннего введения гормона в эксперименте с влиянием пренатальной андрогенизации на агрессивное поведение самок ряда инбредных линий. Введение андрогена в неонатальном периоде значительно усиливало агрессивность самок тех линий, самцы которых характеризуются агрессивностью, и мало изменяло ее у самок линий с неагрессивными самцами. Мак-Гилл и Хейнс (McGill, Haynes, 1973) нашли, что у гетерозиготных мышей-самцов после кастрации рефлекторная эякуляция сохраняется дольше, чем у самцов из инбредных линий.

Индивидуальные различия

Индивидуальные различия могут быть обусловлены генотипическими и средовыми факторами, а также их взаимодействием между собой. Данные, приведенные на рис. 12.3, показывают, что различия в копуляционном поведении морских свинок связаны не с уровнем секреции гормонов, а скорее с соматическими различиями, возможно, в центральной нервной системе. После кастрации и создания у всех животных одинакового уровня гормонов первоначальные индивидуальные различия восстанавливаются. Сходные результаты были получены в работах на крысах (Larsson, 1966).

Взаимодействие между особями

Особи в группах сложным образом взаимодействуют и своим поведением могут влиять друг на друга. Поэтому поведение одной особи, измененное инъекциями гормона, может в свою очередь повлиять на поведение других животных группы. Примером может служить последовательная цепь взаимодействий между самцом и самкой кольчатой горлицы (см., например, Lehrman, 1965), рассмотренная в главе 5. Еще более разительный пример можно найти у макаков-резусов. У двух самок, живших в свободной группе обезьян в Пуэрто-Рико, введением эстрадиолбензоата вне сезона размножения вызвали состояние эструса (т. е. половую рецептивность). Несмотря на неподходящий сезон, это привело к усилению половой активности и покраснению половой кожи у взрослых самцов группы, которым ничего не вводили (Vandenbergh, Drickamer, 1974).

Влияние сезона

Одно и то же воздействие может вызвать совсем разный эффект, когда его осуществляют в разное время года. Например, имплантация тестостерона самцу благородного оленя в декабре

через несколько недель вызовет у него появление всех поведенческих стереотипов, характерных для гона. Однако то же воздействие в апреле или июне не вызовет таких изменений вплоть до наступления нормального осеннего гона (Lincoln et al., 1972). При введении любого гормона следует учитывать возможность влияния времени года. У многих животных, например у резусов, обычны сезонные флуктуации и в поведении, и в уровне гормонов (Gordon et al., 1976). Такая цикличность может сохраняться даже в контролируемых условиях лаборатории (Michael, Keverne, 1971).

Поддерживающие и восстанавливающие дозы

Различие между поддержанием и восстановлением состоит в том, что в первом случае вводимый гормон должен лишь поддерживать данный поведенческий стереотип в активном состоянии, а во втором требуется восстановление системы, которая оставалась определенное время неактивной. Уже давно известно, что доза гормона, поддерживающая определенное поведение, значительно ниже, чем та, которая нужна для его восстановления, когда оно угасло. Хатчисон (Hutchison, 1976) показал, что такие эффекты могут осуществляться через мозг. Имплантация андрогена в гипоталамус кольчатой горлицы оказывалась гораздо менее эффективной, если с момента кастрации уже прошло некоторое время, по сравнению с тем, когда имплантацию осуществляли в относительно ранний срок после кастрации.

Взаимодействие гормона и индивидуального опыта

Манипуляции с эндокринной системой могут вызывать разные эффекты в зависимости от прошлого опыта данного животного. Например, у котов после кастрации копуляционное поведение сохраняется дольше, если у них был до этого соответствующий опыт, по сравнению с животными, у которых такого опыта не было (Rosenblatt, 1965). Индукция половой рецептивности путем введения мышам-самкам эстрадиолбензоата и прогестерона становится более эффективной, когда животные уже не впервые подвергаются такой процедуре. При этом, по-видимому, важны и повторные инъекции гормонов, и повторное тестирование (Thompson, Edwards, 1971).

Гетеротипические эффекты гормонов

До сих пор мы рассматривали влияние на поведение гормонов, соответствующих полу животного,— андрогенов в случае самцов, эстрогенов и прогестинов в случае самок. А что можно сказать о гетеротипическом эффекте — о влиянии эстрогенов на самцов и ан-

дрогенов на самок? Систематическое исследование гомо- и гетеротипических гормональных эффектов провел Пфафф (Pfaff, 1970). Он нашел, что инъекции эстрогена частично воспроизводят влияние тестостерона на половое поведение самца, а тестостерон при введении вместе с прогестероном частично воспроизводит влияние эстрогена на поведение самки. В целом эстроген лучше имитировал влияние тестостерона, чем тестостерон — эффект эстрогена. Самки, по-видимому, в большей степени бисексуальны, чем самцы, в том смысле, что у них при этом воспроизводится больше элементов самцового поведения, чем у самцов — элементов полового поведения самок.

Обсуждая результаты работы Уэйлена и Эдвардса (Whalen, Edwards, 1967), представленные в табл. 12.1, мы ради простоты исключили данные по двум экспериментальным группам. В этих группах были гонадэктомированные самки и самцы, которым вводили эстрадиолбензоат. Этот женский половой гормон, точно так же, как и тестостеронпропионат, вызывал дефеминизацию. В связи с этим возникает интересный вопрос: если самки маскулинизируются эстрогеном, то почему их собственный эстроген не вызывает маскулинизации в норме, когда никаких поверхностных опытов по эндокринологии поведения с ними не проводят? Ответ, по-видимому, заключается в том, что у самок подобную возможность предотвращает специальная химическая система — белок, связывающий эстрогены (Weisz, Gunsalus, 1973). Эндогенные продукты секреции яичников могут усиливать половое поведение самок (Dunlap et al., 1973).

Как уже упоминалось, в ходе нормального биосинтеза некоторые андрогены превращаются в эстрогены. Этот процесс связан с *ароматизацией молекулы.* Обычно оказывается, что копуляционное поведение у кастрированных крыс-самцов способны восстанавливать только те андрогены, которые ароматизируются с образованием эстрогена. Напомним, что и сами эстрогены могут обладать маскулинизирующим действием. Согласно одной из современных теорий — теории ароматизации, андрогены *и в норме* оказывают влияние на поведение лишь после того, как они путем ароматизации превращаются в эстрогены (см. Luttge, 1975).

Междвидовые различия

Поскольку эффекты гормонов взаимодействуют с генотипом и с индивидуальными особенностями уже в пределах одного вида, не удивительно, что существенные различия в этих эффектах обнаруживаются даже между близко родственными видами. Например, андростендион по-разному влияет на лабораторных крыс и домовых мышей (Luttge, Hall, 1973). В то время как у грызунов прогестерон усиливает половую рецептивность, у макаков-резусов он ее тормозит (Michael et al., 1967).

Сравнивая действие гормонов на птиц и на млекопитающих, можно обнаружить еще более значительные различия. Инъекция андрогенов или эстрогенов в яйца японского перепела не влияет на поведение самок во взрослом состоянии, но вызывает демаскулинизацию самцов (Adkins, 1975). Этот эффект очевидным образом противоположен раннему влиянию гормонов у млекопитающих. Введение эстрогенов нормальной взрослой самке перепела вызывает у нее поведение, характерное для самок, а не для самцов. Однако у самцов то же воздействие вызывает поведение, свойственное как самцам, так и самкам. Тестостерон почти не влияет на самок, но при введении самцам вызывает у них поведение, характерное для самцов (Adkins, Adler, 1972). Таким образом, у птиц более «бисексуальны», по-видимому, самцы, а не самки, тогда как у млекопитающих обычно все наоборот. Адкинс и Адлер высказали предположение, что эти различия определяются двумя группами факторов: 1) различием между птицами и млекопитающими в отношении гетерогаметного пола (у млекопитающих «XX» — это самки, а у птиц — самцы) и 2) различием между этими группами по гормональной детерминации пола (в отсутствие гормона у птиц развитие идет по мужскому типу, а у млекопитающих — по женскому).

ГОРМОНЫ КАК ЗАВИСИМЫЕ ПЕРЕМЕННЫЕ

В большинстве рассмотренных до сих пор исследований гормоны были независимой переменной и изучалось их влияние на поведение как на зависимую переменную. Не менее интересны и обратные отношения.

Репродуктивные системы

В табл. 12.2 приведена классификация репродуктивных циклов самок млекопитающих (см. Conaway, 1971). Здесь учитываются два основных события цикла: 1) *овуляция*, т. е. выход яйцеклетки,

Таблица 12.2

Типы циклов размножения у самок (Conaway, 1971)

Тип	Овуляция	Фаза желтого тела	Пример
I	Спонтанная	Спонтанная	Человек
II	Индуцируемая	Спонтанная	Степная полевка
III	Спонтанная	Индуцируемая	Лабораторная крыса
IV	Индуцируемая	Индуцируемая	Горная полевка

и 2) начало *функционирования желтого тела*, когда желтые тела яичников в результате стимуляции начинают выделять достаточное количество прогестерона, который, воздействуя на матку, подготавливает ее к имплантации оплодотворенного яйца. Каждое из этих событий может быть либо спонтанным (т. е. происходящим при каждом цикле, независимо от того, было ли спаривание), либо индуцируемым (т. е. происходящим только в случае спаривания). У многих видов, например у человека, весь полный цикл осуществляется независимо от совокупления. У видов с индуцируемой овуляцией, таких, как кошки и кролики, овуляции не происходит, если не было спаривания. У лабораторных мышей и крыс овуляция спонтанная, но у них эстральный цикл очень короток (4 дня), так как без спаривания у них не наступает длительной фазы «желтого тела». У видов с индуцируемой овуляцией или индуцируемой фазой желтого тела только при копуляции происходит запуск нейроэндокринных рефлексов, инициирующих всю цепь событий, в результате которых становится возможной беременность. Решающее значение здесь имеет усиленная секреция гормонов. Копуляция вызывает повышение уровня прогестина в плазме крови у видов с индуцируемой фазой желтого тела, таких, как лабораторная крыса (Adler et al., 1970), и повышение уровня ЛГ и прогестерона у видов с индуцируемой овуляцией, например у горных полевок (Gray et al., 1976). Для наступления беременности у разных животных требуется разное число копуляций. У домовой мыши фазу желтого тела инициирует сам рефлекс эякуляции (McGill, 1970a). У молодых крыс-самок для наступления беременности достаточно одной завершенной серии эякуляций (J. Wilson et al., 1965). У хомячков для максимальной эффективности в инициации беременности необходимо от 4 до 7 эякуляционных серий (Lanier et al., 1975).

Копуляция вызывает не только сложную цепь нейроэндокринных процессов в организме самки, но и резкие изменения в гормональном фоне самца (см. Davidson, Levine, 1972). Один анонимный автор сообщил, что у него половая активность или ее ожидание влияют на скорость роста бороды, что, видимо, указывает на повышение гормональной активности (Anonymous, 1970).

Скученность

Как говорилось в главе 6, структура сообщества изменяется в зависимости от плотности популяции. Например, у некоторых грызунов при низких плотностях популяции может преобладать территориальный принцип, но он может переходить в принцип иерархии с доминированием — подчинением при росте плотности. При дальнейшем увеличении плотности популяции структура сообщества дезорганизуется и физическое состояние животных начинает ухудшаться; размножение прекращается.

По-видимому, в механизме изменений поведения и других изменениях, наблюдаемых у млекопитающих при высоких плотностях популяции, решающую роль играют эндокринные процессы. Согласно теории доминирования (см., например, Christian, Davis, 1964; Davis, 1964; Thiessen, Rodgers, 1961) повышение «социального давления», драки или оба фактора вместе вызывают усиленную секрецию АКТГ гипофизом и (в результате этого) выделение стероидных гормонов корой надпочечников. Повышение активности надпочечников в свою очередь снижает эффективность размножения, что видно по ряду показателей.

Имеется много различных данных в пользу такого представления о влиянии скученности. С увеличением плотности популяции возрастает вес надпочечников и снижается вес гонад. Такие изменения особенно заметны у особей низших рангов, и это согласуется с тем фактом, что у мышей при индивидуальных взаимодействиях адренокортикальная функция повышается именно у особей, потерпевших поражение, а не у испытанных драчунов (Archer, 1970).

Таким образом, при изменениях плотности популяции уровни гормонов в системах гонад и надпочечников во взаимодействии с гипофизом изменяются под влиянием условий жизни и поведения животных, а эти гормональные сдвиги в свою очередь действуют так, что сами изменяют поведение.

КРАТКИЙ ОБЗОР ВЛИЯНИЯ ГОРМОНОВ НА РАЗЛИЧНЫЕ ФОРМЫ ПОВЕДЕНИЯ

Теперь мы кратко рассмотрим влияние гормонов на различные поведенческие акты. Поскольку часть таких влияний уже обсуждалась в предыдущих разделах, мы осветим только некоторые из оставшихся подробностей.

Половое поведение

Роль гормонов в контроле полового поведения хорошо известна и неоднократно демонстрировалась на протяжении всей этой главы. Следует упомянуть лишь о нескольких дополнительных моментах. В большинстве исследований по поведению самок единственной зависимой переменной было появление позы лордоза. Бич (Beach, 1976) подчеркивает, что поведение самок значительно сложнее и нужно рассматривать его в целом. Он подразделяет это поведение на три фазы: 1) *привлечение* — когда исходящие от самки раздражители начинают вызывать половые реакции самцов; 2) *процептивность* — активное поведение самок, создающее и поддерживающее половые взаимодействия (например, «выпрашивание»); 3) *рецептивность* — принятие самкой такой позы, которая необходима и достаточна для осуществления самцом эякуляции.

В исследованиях, проведенных на самках макаков-резусов, Джонсон и Феникс (Johnson, Phoenix, 1976) установили, что разные гормоны неодинаково влияют на разные поведенческие акты. Введение эстрогена усиливало привлекательность самок, тогда как влияние андрогена варьировало в зависимости от дозы. Процептивность самки повышалась как от эстрогена, так и от андрогена, рецептивность же стимулировалась эстрогеном, но не андрогеном.

Определенную роль в регуляции полового поведения играют и гормоны, не вырабатываемые гонадами. Гормоны гипофиза, АКТГ и родственные пептиды влияют на копуляционное поведение самцов, особенно на эрекцию и эякуляцию (Bertolini et al., 1975). Даже релизинг-факторы гипоталамуса, такие, как ЛГ-РФ (люлиберин), по-видимому, оказывают прямое влияние на копуляцию (Moss, McCann, 1973).

Материнское поведение

Материнское поведение можно вызвать и при видимом отсутствии гормональных изменений. Если взрослой крысе-самке ежедневно в течение 10—15 дней показывать крысят, то у нее возникнет тенденция к проявлению всего комплекса материнского поведения. Такое негормональное материнское поведение может быть вызвано у интактных, овариэктомированных и гипофизэктомированных самок, а также у интактных и кастрированных самцов (Rosenblatt, 1967). Перекрестная трансфузия между только что родившей крысой и девственной самкой вызывает у последней материнское поведение. Однако трансфузия крови от крысы, у которой материнское поведение было индуцировано только показом крысят, неэффективно (Terkel, Rosenblatt, 1971); это еще раз подтверждает негормональную природу такого поведения.

Наличие андрогенов в течение чувствительного периода в некоторых случаях затрудняет индукцию материнского поведения (Quadagno, Rockwell, 1972).

Гормоны играют решающую роль в *своевременной* индукции материнского поведения (а не просто в его возникновении). Если бы крысятам приходилось 10—15 дней ожидать, чтобы мать начала на них реагировать, ни один из них не выжил бы. Гормональный фон только что родившей самки обеспечивает готовность к материнскому поведению в тот момент, когда ее детеныши готовы им воспользоваться. Вызвать материнское поведение с помощью гормонов оказалось трудной задачей для исследователей эндокринологии поведения, однако некоторым это удалось. Мольц и др. (Moltz et al., 1970) проводили 11-дневную обработку самок эстрадиолом, прогестероном и пролактином по специальной схеме. Все самки обнаружили при этом материнское поведение, хотя для его проявления требовался латентный период от 35 до 40 часов. Зарроу и др. (Zarrow et al., 1972) вызывали материнские реакции пу-

тем введения тех же гормонов в течение 27 дней. В стимуляции постройки гнезда эстроген и прогестерон действуют как синергисты (Lisk, 1971). Очевидно, что гормональный фон только что родившей самки имеет решающее значение для выживания потомства, и его очень трудно воспроизвести в эксперименте.

Агрессивное поведение

На агрессивное поведение влияет значительное число гормонов гипофиза, гонад и надпочечников. Половые гормоны действуют и в неонатальный период, определяя потенции к агрессивному поведению (см. выше), и в поддержании агрессивности у взрослого животного (как в случае самцов хомячка; см., например, Vandenbergh, 1971b). Показано, что у обезьян уровни тестостерона и гормонов надпочечников изменяются в зависимости от ранга доминирования отдельных самцов (Rose et al., 1971; Leshner, Candland, 1972). У красноклювых ткачиков в контроле агрессивного поведения участвует лютеинизирующий гормон гипофиза (Lazarus, Crook, 1973).

Как и во всех случаях изучения агрессивности, здесь нужно различать, какая именно форма поведения исследуется. Костовски и др. (Kostowski et al., 1970) сравнивали эффективность различных кортикостероидов в изменении агрессивности, вызванной изоляцией, у мышей и в реакции нападения на мышей у крыс. Гидрокортизон усиливал агрессивность, а гидроксидион снижал ее в обоих случаях. Дезоксикортикостерон ослаблял реакцию на мышей у крыс, но не изменял агрессивности при изоляции у мышей. Напротив, G-строфантин снижал агрессивность изолированных мышей и не влиял на реакцию крыс. Кастрация и заместительная терапия — введение андрогена — влияют на агрессивность, вызванную ударами тока, но в меньшей степени, чем они обычно влияют на другие формы агрессивности (Milligan et al., 1973). Ни кастрация, ни введение тестостерона не оказывали влияния на агрессивность крыс по отношению к лягушкам (Bernard, 1974).

Лешнер (Leshner, 1975) сделал обзор значительного числа исследований по гормонам и агрессивному поведению и предложил теоретическую модель, которая учитывает гормональный статус животного, влияние внешней среды, прошлый опыт и свойства самого животного как объекта, вызывающего агрессивную реакцию.

Мечение территории

Тиссен и его сотрудники (см., например, Thiessen, 1973) провели обширные исследования по мечению территории у монгольских песчанок. Эта работа — пример систематического, планомерного изучения гормональных и иных факторов, влияющих на четко определенный и легко доступный для измерения поведенческий акт.

У самцов и самок имеется вентральная сальная железа, выделяющая феромоны. Мечение производится быстрым стереотипным движением: песчанка, приближаясь к выделяющемуся предмету, опускает на него участок живота с пахучей железой и продвигается при этом вперед, оставляя на предмете секрет железы. Тиссен исследовал эту форму поведения, помещая животных в «открытое поле», на котором были установлены колышки, удобные для мечения.

У самцов акт мечения четко зависит от гормонов. Кастрация ведет к снижению этой реакции, а введение андрогена вызывает обратный эффект. Восстановление зависит от дозы — чем выше доза, тем заметнее результат. При больших дозах некоторые самцы становились «сверхмаркерами». Методом введения канюли в мозг было показано, что у кастрированных самцов наибольший эффект дает имплантация тестостерона в преоптическую область гипоталамуса. Это доказывает, что кастрация и гормоны влияют на мозг, а не только на сальную железу, размеры и активность которой тоже зависят от гормонов. Вводя через канюли 11 различных стероидных гормонов, Яр и Тиссен (Yahr, Thiessen, 1972) смогли определить точную молекулярную конфигурацию веществ, способных восстанавливать реакцию мечения.

Овариэктомия снижает такую же реакцию у самок, тогда как инъекция тестостерона или эстрогена с прогестероном восстанавливает ее. И эстроген, и тестостерон при имплантации их самке в преоптическую область восстанавливают мечение. Особенно высокая частота мечения наблюдается у лактирующих самок.

Другие формы поведения

Гормоны влияют и на многие другие виды поведения. Рассмотрим еще несколько примеров.

Бег в колесе. Классическим примером может служить влияние гормонов на уровень активности в колесе (Wang, 1923). У небеременной крысы-самки обнаруживается четкий 4-дневный цикл уровня активности в колесе, коррелирующий с эстральным циклом (см. рис. 12.2). Недавно полученные данные показывают, что эта цикличность контролируется флуктуациями уровня гормонов, а не спонтанными ритмами нервной системы (Gerall et al., 1973). На бег в колесе влияют также экспериментальные изменения активности щитовидной железы и надпочечников (Stern, Murphy, 1972; Leshner, 1971).

Поведение в «открытом поле». На поведение в открытом поле влияет целый ряд гормональных факторов, в том числе наличие или отсутствие андрогенов в неонатальный период, а также стадия эстрального цикла у взрослой самки в период тестирования (Swanson, 1967; Quadagno et al., 1972; Stewart et al., 1975).

Запасание пищи. Эта форма поведения изменяется в зависимости от гормонального фона. У самцов песчанок запасание пищи усиливается после кастрации и снижается при введении тестостерона (Nyby et al., 1973). У крыс-самок оно варьирует в связи с эстральным циклом (Herberg et al., 1972).

Стереотипы мечения мочой. Позы, принимаемые собаками при мечении мочой, зависят от гормонального фона, который был у животного в ранний период жизни, хотя кастрация и в молодом, и во взрослом состоянии мало влияет на позу при уринации (Beach, 1974).

Потребление пищи и вес тела. Гормоны существенно влияют на потребление пищи и регуляцию веса тела (см. Wade, 1976). Для регуляции веса тела у крыс-самок важны и эстрогены, и прогестерон; при этом эстрогены, видимо воздействующие на вентромедиальный гипоталамус, имеют особое значение. Половые различия в потреблении пищи и в весе тела обусловлены как организующей ролью перинатального влияния гормонов, так и активирующим действием гормонов у взрослых особей. Продукты секреции яичников обычно снижают вес тела, тогда как андрогены его увеличивают. Во влиянии на вес тела проявляется также взаимодействие гормональных систем гонад и надпочечников.

Устойчивость реакций. Эндрью (Andrew, 1972) высказал предположение, что тестостерон повышает устойчивость реакций, особенно у цыплят, в экспериментах с поиском и дифференцировкой и в тесте открытого поля. Эти эффекты можно сопоставлять с многочисленными данными о влиянии андрогенов на когнитивные функции у людей (см. Andrew, 1972).

Игра. В Орегонском региональном центре по изучению приматов и в Висконсинском университете осуществляется важная программа по изучению влияния перинатального гормонального фона на развитие поведения у макаков-резусов. Один из самых интересных результатов касается влияния этого фона на игру. У нормальных самцов игры значительно более активны, чем у самок. У самок-псевдогермафродитов, т. е. у животных, которых в пренатальный период подвергали действию андрогенов, уровень игровой активности оказался промежуточным между уровнями нормальных самцов и самок (Phoenix et al., 1968).

ПСИХОНЕЙРОЭНДОКРИННАЯ ИНТЕГРАЦИЯ

Хотя для удобства рассмотрения роли гормонов в регуляции поведения последнее приходится подразделять на части, такое подразделение может создать неверную картину. Поведение интегрировано, и естественный отбор совершенствует не отдельные «идеальные» механизмы, а организм в целом, который выживает и размножается. Существенная роль гормонов состоит в координации и интеграции поведенческих актов в такие комплексы, которые обеспечивают особям жизнеспособность и приспособленность.

Если не учитывать этот важный момент, действие гормонов в процессах психонейроэндокринной интеграции останется непонятным.

Хотя роль гормонов в интеграции поведения очевидна из многих примеров, касающихся млекопитающих, она была особенно наглядно продемонстрирована при изучении циклов размножения у птиц, особенно в работах Дэниеля Лермана и Роберта Хайнда. На стр. 103—105 обсуждалось данное Лерманом описание репродуктивного цикла кольчатых горлиц, и читатель может заглянуть туда снова. Длительное и тонкое исследование показало, что резкие сдвиги в поведении птиц осуществляются в первую очередь через посредство гормонов, на которые воздействует поведение и которые сами влияют на поведение и данной особи, и ее партнера. Введение горлицам прогестерона тотчас же побуждает к насиживанию, тогда как инъекция эстрогена вызывает активную деятельность по устройству гнезда, за которой лишь через несколько дней следует насиживание. Инъекции тестостерона мало влияли на поведение. Хотя пролактин необходим для развития зоба и его функционирования при выкармливании птенцов, введение пролактина почти не влияет на процесс насиживания. Таким образом, эстроген, по-видимому, играет главную роль в стимуляции постройки гнезда, тогда как действие прогестерона состоит в стимуляции насиживания (Lehrman, 1965).

Комисарук (Komisaruk, 1967) исследовал действие прогестерона, вводимого через канюлю в определенные участки мозга. У птиц обоего пола насиживание стимулировалось имплантацией прогестерона в преоптическую область и в латеральные участки переднего мозга. Имплантация прогестерона подавляла у самцов ухаживание; хотя она стимулирует насиживание у обоих полов, в регуляции нормальных циклов прогестерон, видимо, участвует только у самок. Определение уровня прогестерона показало, что он повышается у них примерно в период насиживания (Silver et al., 1974). Напротив, уровень эстрадиола у самок достигает пика в период ухаживания и постройки гнезда, а во время насиживания эстрадиол не определяется (Korenbrot et al., 1974).

Причиной многосторонних изменений в гормональном фоне, контролирующих поведение и образующих у кольчатой горлицы интегрированные циклы, служат, по-видимому, стимулы, исходящие от среды и от других особей. При этом особенно важно совместное воздействие зрительных и слуховых раздражителей. У изолированных самок зрительное изображение их самих (в зеркале) или подача им через громкоговоритель звуков колонии сородичей почти не стимулирует откладку яиц. Между тем одновременное воздействие зрительного образа и звуков колонии вызывает откладку яиц у большинства самок (Lott, Brody, 1966). Если изолированной самке через стеклянную перегородку показывать самца, это тоже стимулирует у нее репродуктивную активность. Воздействие слуховых раздражений облегчает эту реакцию, а интакт-

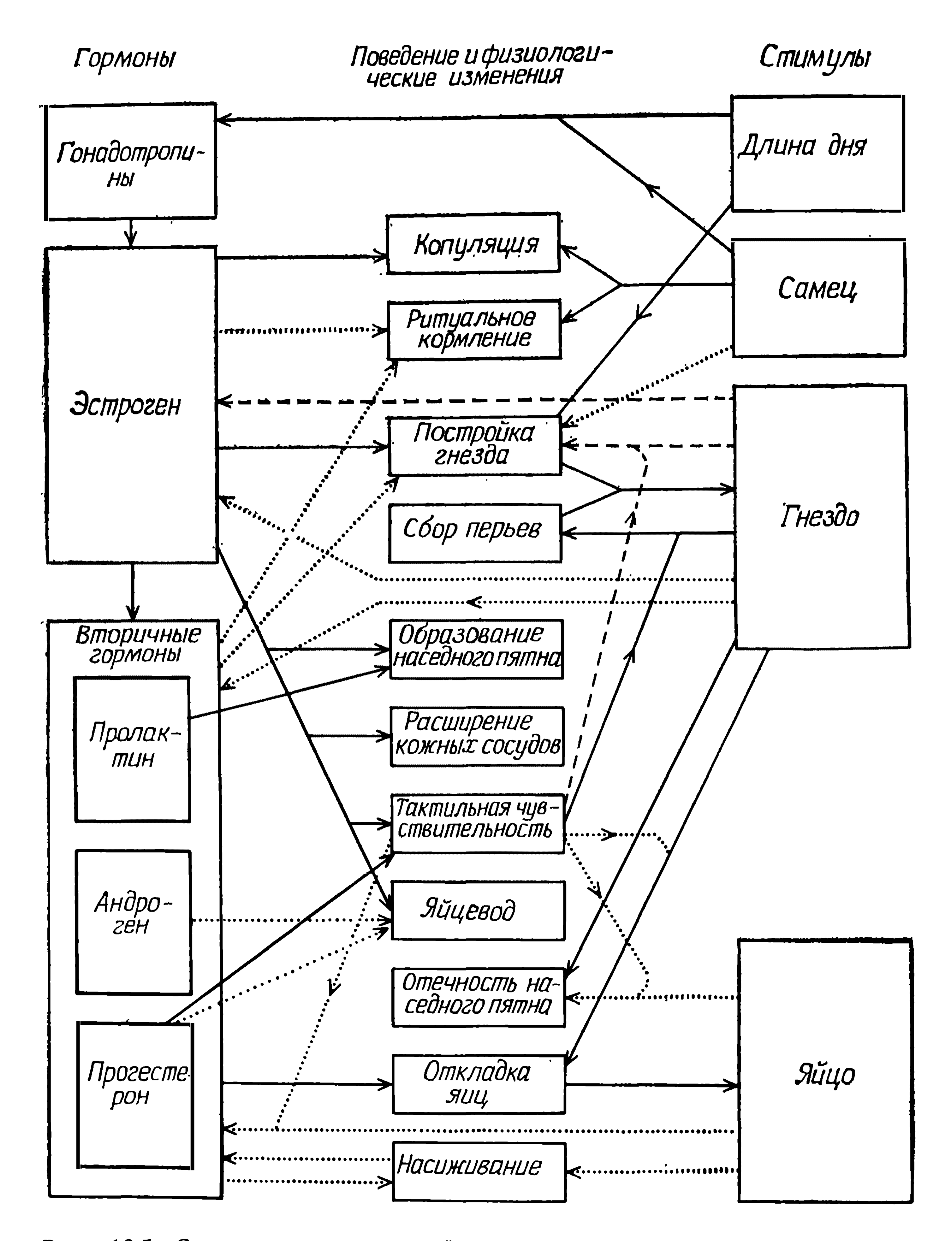


Рис. 12.5. Схема взаимоотношений между гормонами, внешними стимулами, физиологическими функциями и поведением в репродуктивном цикле канареек. Сплошные линии обозначают положительное, прерывистые — отрицательное, а пунктирные — вероятное положительное влияние. (Hinde, 1965.)

ные самцы дают больший эффект, чем кастрированные (Lott et al., 1967). Этот последний факт означает, что развитие эндокринных сдвигов у самки зависит, по-видимому, от выполнения самцом определенных ритуалов, свойственных интактным, но не кастрированным самцам. Степень развития яичников у самки варьировала в зависимости от интенсивности ухаживания кастрированных самцов, вызванного введением андрогенов. Не все компоненты этого ухаживания, зависимого от андрогенов, были одинаково эффективны (Erickson, 1970).

Должно быть очевидно, что существует сложное, непрерывно протекающее взаимодействие между поведением и состоянием эндокринной системы самки и самца, приводящее к сложной, интегрированной, имеющей биологический смысл последовательности актов репродуктивного поведения. Хайнд (Hinde, 1965) провел исследование циклов размножения у канареек, аналогичное работе Лермана. Суммарная схема факторов, играющих роль в цикле размножения у канареек, представленная Хайндом (рис. 12.5), хорошо иллюстрирует сложность взаимодействий между поведением, внешними стимулами и гормонами.

КРАТКИЕ ВЫВОДЫ

Гормоны — это продукты особых желез, служащие химическими сигналами для связи между органами тела. Эндокринные железы организма выделяют значительное число различных гормонов. Выработка и секреция этих гормонов контролируются сложной системой нейроэндокринных обратных связей.

Взаимодействие гормонов и поведения обычно изучают с помощью корреляционных методов, методов кастрации и заместительной терапии, а также различных более специализированных методов. Гормоны могут влиять на поведение, действуя на сенсорно-перцептивные механизмы, на нервные механизмы или на эффекторы.

В то время как действие гормонов на взрослый организм кратковременно и обратимо, эффекты их воздействия в перинатальный период обычно длительны и необратимы, а вызвать их можно только в течение ограниченного чувствительного периода.

Было обнаружено, что влияние гормонов на поведение зависит от генотипа, индивидуальных различий, времени года, взаимодействий между особями, пола реципиента и вида животных.

На гормоны влияет поведение, точно так же как на поведение влияют гормоны. Гормоны и поведение взаимодействуют в большом числе функциональных систем, включая половое поведение, материнское поведение, агрессивность, мечение территории и многие другие поведенческие акты. Верная картина влияния гормонов может быть получена только тогда, когда их действие рассматривается в связи с рядом важных факторов, обеспечивающих психонейроэндокринную интеграцию.

Часть пятая

ЭВОЛЮЦИЯ ПОВЕДЕНИЯ

Эта часть посвящена третьей из четырех категорий вопросов, положенных в основу структуры всей книги, — вопросам об эволюции поведения. Большинство психологов и биологов признает, что поведение, подобно морфологии, эволюционирует. Нас будут интересовать как пути эволюционного развития тех или иных форм поведения, так и природа процессов, лежащих в основе этого развития. В третьей и четвертой частях книги рассматривались вопросы «как», или вопросы о «непосредственных причинах». В пятой и шестой частях главный акцент переносится на вопросы «почему», или вопросы о «конечных причинах». Это смещение акцента сопровождается изменением масштаба времени, так как вопросы эволюции и адаптивного значения тех или иных признаков обычно связаны с последовательностями событий, длительность которых превышает время жизни отдельных организмов. Все это требует и изменения методологии. Ввиду длительности периодов, с которыми приходится иметь дело, многократные наблюдения, эмпирические тесты и контролируемые эксперименты, характерные для изучения вопросов «как», здесь невозможны. Однако вопросы «почему» настолько важны, что следует проявлять известную терпимость к некоторой неопределенности, неизбежной при их изучении, сохраняя нетерпимость к неопределенности излишней.

Глава 13

ЭВОЛЮЦИЯ ПОВЕДЕНИЯ

Из всего сказанного до сих пор должны быть очевидны две важные особенности поведения — его разнообразие и его приспособительный характер. С невероятным многообразием форм поведения различных животных, не только далеких, но часто и близко родственных друг другу, мы встречались буквально в каждой главе. Но это многообразие — отнюдь не результат случайной изменчивости. Представители каждого вида приспособились к определенному «стилю жизни», соответствующему данной среде. Са-

мое экономное объяснение разнообразия и приспособительного характера поведения (как и всех вообще биологических явлений) дает эволюционная теория. Очень немногие теории так революционизировали и интегрировали какую-либо область науки, как теория эволюции — науку о жизни.

Движущей силой эволюции служит естественный отбор. В главе 3 было дано определение естественного отбора как процесса, приводящего к дифференциальному размножению особей с различными генотипами. В главе 7 приводились веские данные в пользу того, что поведение, по крайней мере отчасти, зависит от генотипа. Отсюда следует, что ввиду дифференциального размножения разных генотипов, а значит, и генов, определяемые этими генами формы поведения будут представлены в популяции с изменяющейся частотой; иными словами, поведение эволюционирует.

Для понимания эволюции поведения необходимо иметь представление об эволюционных процессах вообще. Некоторые из этих процессов будут рассмотрены в настоящей главе; о других говорилось в главе 3. Читателю, недостаточно ясно представляющему себе сущность эволюционного подхода, следует освежить в памяти содержание главы 3 и лишь после этого перейти к чтению настоящей главы.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ПОВЕДЕНИЯ

Центральная роль в изучении эволюции поведения принадлежит сравнительному методу. Сведения об эволюции поведения, которые можно получить, изучая отдельные виды, очень скудны по сравнению с тем, что может дать сравнение разных видов. Кинг (King, 1963, 1970) различает два уровня, на которых можно производить такое сравнение, — *видовой* и *филетический*. На видовом уровне сравнивают поведение двух относительно близких видов, часто принадлежащих к одному роду или к нескольким близким родам. На филетическом же уровне сравнивают представителей таксономических групп гораздо более высокого ранга — нередко семейств, отрядов, классов или типов. И на том и на другом уровне сравнительные исследования затрудняет то, что поведение не сохраняется в виде ископаемых остатков. А поэтому нам недостает таких сведений о многих промежуточных ступенях эволюционного процесса, которыми располагают морфологи, особенно те, кто изучает скелетные структуры. Имея дело с поведением, большую часть выводов мы вынуждены основывать на экстраполяциях от поведения современных видов.

Видовой уровень

Наиболее точные выводы об эволюции поведения дает изучение у ограниченной группы видов (т. е. на видовом уровне) таких форм поведения, которые четко определены и могут быть оцене-

Таблица 13.1

Различия в поведении между примитивными и сравнительно недавно возникшими видами неразлучников (*Agapornis*) (Dilger, 1960, 1962)

Примитивные формы	Формы, возникшие позже
Половой диморфизм в окраске (окраска самцов и самок различна)	Половой диморфизм в окраске отсутствует
Гнездятся отдельными парами	Гнездятся колониями
Образуют пары в возрасте около 4 месяцев	Образуют пары раньше — в возрасте около 2 месяцев
«Писк-щебетание», издаваемое самцом во время ухаживания, варьирует по высоте и чистоте, не имеет четкого ритма и производится только тогда, когда самка скрывается в гнезде	«Писк-щебетание» ритмичное, более чистого тона, меньше варьирует по высоте и производится даже в присутствии самки
«Смещенное» почесывание у самца при ухаживании напоминает обычное почесывание головы, с той разницей, что оно происходит в ином контексте и всегда производится той лапой, которая ближе к самке; наблюдается только в том случае, если самка отвергает самца	«Смещенное» почесывание представляет собой ритуализованную демонстрацию, производится быстрее и более механически, чем обычное почесывание, причем самец использует либо одну, либо другую лапу; наблюдается даже тогда, когда самка не отвергает самца
«Подношение корма» наблюдается со стороны как самца, так и самки, которая может предложить самцу отрыгнутую пищу; сопровождающее этот акт покачивание головы — быстрое и непосредственно связано с передачей пищи	«Подношение корма» наблюдается только со стороны самца; покачивание головы более медленное и более ритуализованное (т. е. не всегда связано с передачей пищи)
Гнездо представляет собой простую подстилку из мягких материалов, уложенных на дно дупла	Тщательно свитое гнездо состоит из тоннеля, оканчивающегося крытой камерой
Сложные индивидуальные демонстрации в связи с охраной гнезда; колониального «окрикивания» не наблюдается	Вместо индивидуальных демонстраций — «окрикивание» хищников всей колонией
Переносят небольшие кусочки материалов для постройки гнезда, закладывая их в оперение на разных участках тела	Используют более длинные полоски материалов или веточки и переносят их или только в определенных участках оперения, или в клюве
Несмотря на сложные демонстрации угрозы и умиротворения, время от времени возникают серьезные драки	Ритуализованные демонстрации драки (например, «огораживание клювом», при котором удары клювом приходятся только по пальцам)

ны количественно. Эволюционные линии наиболее ясны в тех случаях, когда есть возможность изучать постепенно изменяющийся ряд видов, указывающий на вероятные стадии в эволюции поведения. Выводы, основанные на изучении таких групп видов, были названы *«сильными» сравнительными выводами* в отличие от *«слабых» сравнительных выводов*, получаемых при отсутствии подобных рядов с последовательными изменениями (Klopfer, 1974). Градиенты, связанные с эволюцией поведенческих признаков у близко родственных видов, получили название *этоклинов* (Johnsgard, 1972).

Превосходным примером изучения эволюции на видовом уровне служит работа, проведенная на неразлучниках рода *Agapornis* (Dilger, 1960, 1962). Были изучены восемь из девяти форм, составляющих этот род. У всех этих форм можно наблюдать стереотипное поведение, которое легко вызвать в лабораторных условиях. На основе данных о морфологии и поведении удалось восстановить ход эволюции форм, принадлежащих к этому роду, от сравнительно примитивных мадагаскарских, абиссинских и розовощеких неразлучников через формы с персиковыми щеками до видов с ясно выраженными белыми кольцами вокруг глаз. Некоторые различия между более примитивными и относительно недавно возникшими формами неразлучников приведены в табл. 13.1. Как видно из этой таблицы, формы, возникшие недавно, отличаются большей колониальностью, более сложными взаимодействиями друг с другом и вообще более ритуализованным и стереотипным поведением, чем сравнительно примитивные виды.

Линдауэр (Lindauer, 1961) использовал сравнительный анализ на видовом уровне для изучения эволюции сложных танцев, с помощью которых медоносные пчелы сообщают о местонахождении источников корма. Ему удалось построить довольно правдоподобный ряд, идущий от мелипон, которым для передачи информации необходимы указания «вожака» или пахучие метки, через разные виды пчел до рода *Apis*, у представителей которого информация о направлении к источнику корма кодируется сначала непосредственно по отношению к солнцу, а затем косвенно — по отношению к направлению силы тяжести.

Филетический уровень

Проводить сравнения на филетическом уровне обычно труднее, чем на видовом, поскольку различия между изучаемыми видами здесь так многочисленны, что 1) часто не гарантирована сравнимость условий и 2) когда поведение неодинаково, трудно установить, с каким из многих факторов, по которым различаются данные животные, связано то или иное различие в поведении. Главное преимущество сравнений на филетическом уровне — то, что они позволяют установить общее направление эволюционных сдви-

гов, происходящих в данной группе организмов. Таким образом, хотя сравнения на филетическом уровне иногда мало что дают для выяснения природы эволюционных процессов, они могут быть очень важны для воссоздания общей картины развития поведения в ходе эволюции.

Имеется много примеров сравнительного исследования на филетическом уровне. Александер (Alexander, 1964) проследил эволюцию брачного поведения у членистоногих и установил, что она связана с эволюцией сперматофоров и с приспособлением к водным или наземным местообитаниям, а в пределах отдельных групп — к более специализированным условиям среды. Гликмен и Сроджес (Glickman, Sroges, 1966) нашли, что исследование предметов усиливается от рептилий к «примитивным млекопитающим» и далее к приматам и хищникам. Эллисон и Ван Туайвер (Allison, Van Twyver, 1970) высказали мнение, что сон развивался независимо у птиц и у млекопитающих, причем парадоксальный сон у млекопитающих возник после, а медленноволновый сон — до предполагаемого отделения плацентарных млекопитающих от неплацентарных. Хеффнер и др. (Heffner et al., 1969) полагают, что эволюционная линия, ведущая к человеку, вероятно, характеризовалась давлением отбора в направлении большей чувствительности к низким звукам. Ноттебом (Nottebohm, 1970, 1972) считает, что в эволюции пения у птиц имеет место общая тенденция в направлении от «автономных стратегий развития» к развитию, больше зависящему от среды. Переход к большей зависимости от среды, по-видимому, происходил в разных группах по крайней мере три раза. Электрические органы у рыб, вероятно, возникали независимо по меньшей мере шесть раз (Bennett, 1970).

ПОНЯТИЕ ГОМОЛОГИИ

«*Гомологию* можно определить как любое сходство между двумя видами, которое можно объяснить их происхождением от общего предка, обладавшего тем признаком, по которому эти виды сходны друг с другом» (Lorenz, 1974, p. 230). Представление о гомологии играло центральную роль в развитии этологии и в изучении эволюции поведения со времен Дарвина, Уитмена и Хейнрота до наших дней. Лоренц даже считает своим самым важным вкладом в науку то, что он разработал концепции аналогии и гомологии применительно к поведению.

Гомология и аналогия

Понятие гомологии возникло в результате изучения эволюции морфологических структур. Так, например, крылья летучих мышей и птиц могут считаться гомологичными *в качестве передних конечностей,* поскольку обе эти группы животных возникли от об-

щего рептильного предка, имевшего передние конечности. В отличие от этого крылья насекомых и птиц возникли в процесе эволюции независимо, поэтому они негомологичны даже как придатки тела.

Важно уметь проводить различие между гомологичными и аналогичными структурными или поведенческими признаками. «Аналогию» можно определить как соответствие между структурами или формами поведения, обусловленное сходством их функций и не обязательно связанное с происхождением от общего предка. Аналогичные морфологические или поведенческие признаки обязаны своим сходством эволюции по сходным направлениям, но в разных эволюционных линиях. Поэтому крылья летучих мышей и птиц как крылья не гомологичны, а только аналогичны. Превращение передних конечностей в крылья, вероятно, происходило совершенно независимо в эволюционных линиях, ведущих к летучим мышам и к птицам. Хотя крылья птиц и летучих мышей очень сходны по строению и их эволюция, по-видимому, протекала под действием одинаковых давлений отбора, как крылья они аналогичны, но не гомологичны. Добавление условной фразы (например, «как крылья») очень важно для четкого определения гомологии (Bock, 1969). Аналогии очень существенны при изучении эволюции поведения (см. Lorenz, 1974), но их нужно ясно отличать от гомологий.

Критерии для распознавания гомологии

Гомологии определяются в зависимости от происхождения данного признака; однако это происхождение часто не бывает непосредственно очевидным, поэтому для распознавания гомологий приходится использовать ряд различных критериев. Среди предложенных критериев (см. Atz, 1970; Eibl-Eibesfeldt, 1975; Campbell, Hodos, 1970) имеются такие:

1. Местоположение. Определенная структура может занимать у двух видов одно и то же место в какой-то структурной системе, а какая-либо форма поведения может аналогичным образом занимать одно и то же временнóе место в сложной цепи поведенческих актов.

2. Детальность сходства. Чем детальнее и специфичнее сходство между какими-то признаками у разных видов, тем увереннее можно считать эти признаки гомологичными.

3. Многочисленность сходных черт. Чем больше черт сходства, тем увереннее можно говорить о гомологии.

4. Наличие промежуточных форм. Даже совсем несходные формы поведения могут быть гомологичными, если окажется, что они связаны между собой рядом промежуточных ступеней.

5. Большое число родственных форм. Если у многих близко родственных видов наблюдается сходное поведение, то можно гово-

рить о гомологии с большей уверенностью, чем при меньшем числе таких видов.

6. Наследование у гибридов. Появление данной формы поведения у гибрида между двумя видами повышает вероятность ее гомологичности у этих видов (см., например, Hinde, 1956).

ИСТОЧНИКИ ОШИБОК ПРИ УСТАНОВЛЕНИИ ГОМОЛОГИИ

Очевидно, что установление гомологий — задача нелегкая. Одна из важных причин возникающих затруднений — это сложность путей, ведущих в процессе онтогенеза от генов к поведению. Особенно трудно выявлять гомологии в тех случаях, когда рассматриваемые виды не связаны тесным родством, а изучаемые формы поведения определены недостаточно четко. Поэтому не приходится удивляться тому, что самыми убедительными примерами гомологий служат демонстрации, наблюдаемые у близких видов насекомых и птиц, таких, как утки и гуси в исследованиях Лоренца (Lorenz, 1941).

Из-за отсутствия палеонтологических данных, которые бы подтверждали выведенные гомологии, есть опасность, что за гомологии могут быть ошибочно приняты сходства, обусловленные 1) аналогией, возникшей в результате конвергентной эволюции, 2) мимикрией и 3) негенетической передачей признаков. Затруднения, возникающие при попытках отличить сходство, обусловленное гомологией, от сходства, обусловленного аналогией, уже обсуждались.

Сходство, приобретенное в результате мимикрии, тоже можно иногда спутать с гомологией. При *бейтсовской мимикрии* съедобное насекомое подражает внешнему виду несъедобного (Brower, 1969; см. также гл. 4). При *мюллеровской мимикрии* два несъедобных вида подражают друг другу, извлекая из этого обоюдную выгоду в смысле защиты от хищников. Обе эти формы мимикрии встречаются у бабочек (Brower, 1969) и приводят к сходству, которое можно ошибочно принять за гомологию.

Известная стереотипность поведения в пределах данной популяции может создаваться за счет негенетической («культурной») передачи. Эту стереотипность иногда можно смешать с гомологией (см. Galef, 1976). Подобным негенетическим путем передаются некоторые аспекты пения у птиц, а также манера поедать сласти, ополаскивать бататы и поедать пшеницу у японских макаков (Kawamura, 1963). В случае межвидовой передачи таких форм поведения они могут быть ошибочно сочтены гомологичными.

Приложимость понятия гомологии к поведению

Исследователи поведения животных расходятся в мнениях относительно приложимости концепции гомологии к поведению. Для

тех, чья сфера интересов близка к истокам классической этологии (например, Wickler, 1973; Eibl-Eibesfeldt, 1975), эта концепция продолжает играть центральную роль. В отличие от этого Атц (Atz, 1970) резко критиковал попытки устанавливать гомологию для каких-либо форм поведения; он настаивает на том, что это понятие по самой своей сути морфологическое. Беер (Beer, 1973) занял промежуточную позицию.

Лишь немногие исследователи поведения животных стали бы отрицать приложимость понятия гомологии в тех случаях, когда в ряду близко родственных видов ясно выявляется этоклин по какой-либо четко выраженной форме поведения. Превосходным примером служат исследования, проведенные на неразлучниках (Dilger, 1960, 1962). Подобные работы весьма важны для понимания эволюции поведения. Однако в случае менее четко выраженных форм поведения и менее близких видов многие исследователи воздержались бы от поспешных выводов о гомологии. Дьюсбери (Dewsbury, 1973) и Мейсон и Лотт (Mason, Lott, 1976) высказали мнение, что хотя приложение концепции гомологии к поведению представляется правомерным, в будущем здесь, видимо, бóльшую роль будет играть изучение аналогий (см. гл. 14).

ГЛАВНЫЕ ДВИЖУЩИЕ СИЛЫ ЭВОЛЮЦИИ ПОВЕДЕНИЯ

Эволюция различных форм поведения протекает в разных группах животных с различной скоростью. Скорость эволюционных изменений определяется взаимодействием сил, которые можно назвать *филогенетической инерцией* и *экологическим давлением* (Wilson, 1975). Эти факторы рассматриваются как «главные движущие силы», так как в конечном итоге именно от них, по-видимому, зависит, в какой степени поведение (или другие признаки) останется в процессе филогенеза неизменным или же подвергнется существенным эволюционным изменениям.

Филогенетическая инерция

Большая «филогенетическая инерция» означает значительную устойчивость к эволюционному изменению, а слабая инерция — высокую лабильность. Известно немало видов, у которых в ходе эволюции поведение не изменилось, хотя такие изменения казались бы уместными. Например, тюлени-тевяки, как правило, размножаются парами или небольшими группами на плавучих льдинах в северной части Атлантического океана. Они не отличают своих детенышей от чужих, но поскольку чужих детенышей очень мало, способность к такому различению не давала бы никакого преимущества. Однако и тогда, когда тевяки размножаются на переполненных лежбищах, находящихся южнее, у них не бывает характерного для большинства ластоногих избирательного выкар-

мливания только собственных детенышей (E. A. Smith, 1968; Wilson, 1975). В данном случае отсутствие эволюционного изменения можно было бы объяснить соотношением филогенетической инерции и экологического давления.

Имеется ряд факторов, способствующих консерватизму в эволюции. Один из них — ограниченная генетическая изменчивость. Поскольку эволюционное изменение зависит от изменяющихся генных частот, очевидно, что при очень малой генетической изменчивости оно будет ограниченным. Скрещивающиеся внутри себя популяции должны эволюционировать медленнее, чем те, которым свойствен аутбридинг. Формы, размножающиеся бесполым путем, должны изменяться медленно.

Другой важный консервативный фактор — имеющаяся у многих видов тенденция препятствовать изменению путем, например, избегания новых местообитаний. Поскольку большинство видов достаточно хорошо приспособлено к определенным условиям, очевидно, что им было бы невыгодно променять свое местообитание на какое-то другое, которое может оказаться менее гостеприимным. Нередко доминантными особями или владельцами территории становятся именно те животные, которые труднее заставить мигрировать в новые места. Как полагает Кристиан (Christian, 1970a), из колоний вытесняются подчиненные особи, которым и принадлежит главная роль в переселении в новые области и в эволюционном изменении (см. также Udvary, 1970; Christian, 1970b). В качестве примера можно привести снежных баранов, которые, как правило, придерживаются привычных троп в пределах своих местообитаний, что существенно ограничивает исследование новых мест и может угрожать выживанию вида (Geist, 1967). Аналогичным образом в человеческом обществе инициаторами движения за перемену строя чаще бывают «обездоленные», а не люди, стоящие у власти.

Еще одним фактором, ограничивающим эволюционное изменение, может быть отсутствие нужных преадаптаций. *Преадаптацией* называют «любую уже имеющуюся анатомическую структуру, физиологическую функцию или форму поведения, благодаря которой появление новых форм эволюционной адаптации становится более вероятным» (Wilson, 1975, p. 592). Естественный отбор действует не на tabula rasa, а на существующие организмы. Для того чтобы в процессе эволюции мог возникнуть данный признак, необходим подходящий «сырой материал». Происхождение такого материала не играет роли, и нередко оно вовсе не связано с теми давлениями отбора, под действием которых происходит эволюция новой формы поведения. Очевидная черта естественного отбора — это то, что он использует все, что есть под рукой. Подобно хорошему повару, умеющему пустить в дело все части курицы, силы естественного отбора, по-видимому, используют весь имеющийся материал для создания приспособленных организмов. Утилизируются

даже моча и экскременты (например, при передаче информации с помощью феромонов).

Многие авторы высказывали предположения относительно преадаптаций для отдельных форм поведения и структур. Например, Александер и Браун (Alexander, Brown, 1963) рассматривали вопрос об эволюции крыльев у насекомых. Как путем постепенной эволюции могли возникнуть крылья, если крошечные зачатки крыла — необходимая промежуточная стадия — не могли служить для полета? Все промежуточные этапы должны быть чем-то полезны. Александер и Браун высказали предположение, что крылья на первой стадии их эволюции участвовали в ритуалах ухаживания. Будучи, таким образом, функционирующими органами, они затем послужили преадаптацией для эволюции планирования и в конце концов превратились в настоящие крылья. Хьюбер (Huber, 1962) считает, что стрекотание сверчка могло развиться из преадаптированных интенционных движений, предшествующих полету. Элкок (Alcock, 1972) высказал ряд предположений о роли преадаптации в эволюции многочисленных случаев применения животными орудий. Например, использование веточек для извлечения насекомых из-под коры деревьев, наблюдаемое у дятловых вьюрков, могло возникнуть на основе смещенной активности: вьюрки, не сумевшие добыть насекомых из-под коры, могли заняться смещенным сбором материала для гнезда (см. гл. 2), а затем вновь вернуться к охоте на насекомых, держа в клюве прутик. После того как этот шаг был сделан, стало возможным подкрепление его другими процессами.

Отсутствие подходящих преадаптаций может быть фактором, резко ограничивающим эволюционное изменение. Другими потенциальными факторами могут быть ограничения, связанные с ухудшением других адаптивных признаков в результате данного изменения, с межвидовой конкуренцией или со сложностью рассматриваемого признака (более сложные признаки изменить труднее, чем простые).

Экологическое давление

Уилсон (Wilson, 1975, p. 592) определяет экологическое давление как «комплекс всех влияний среды, которые служат факторами естественного отбора». Таким образом, экологическое давление — это просто сумма всех селективных давлений, под действием которых происходит эволюция и повышается приспособленность. Эти селективные силы направлены на повышение выживания (например, путем увеличения эффективности питания, защиты от хищников и устойчивости к заболеваниям) и на оптимизацию процессов размножения, с тем чтобы максимизировать число жизнеспособных плодовитых потомков.

Скорость эволюционного изменения определяется непрерывной борьбой между консервативными силами филогенетической инерции и прогрессивными силами экологического давления.

МИКРОЭВОЛЮЦИЯ ПОВЕДЕНИЯ

Изучение *микроэволюции* поведения состоит в исследовании небольших эволюционных сдвигов, например происходящих на самых ранних стадиях дифференцировки форм поведения. Конечный результат таких сдвигов — макроэволюционное изменение — представляет собой ясно выраженное качественное различие. Одна из аксиом эволюционного учения состоит в том, что такие изменения обычно не происходят сразу: они часто совершаются в результате непрерывного накопления многочисленных очень мелких изменений, направленных в одну и ту же сторону. Естественный отбор действует на какую-то преадаптацию, вызывая ряд постепенных мелких сдвигов, которые в конечном счете приводят к крупным качественным различиям. Каждый шаг на этом пути должен давать какое-то селективное преимущество. Следует помнить, что действие естественного отбора не направлено на совершенствование тех или иных конкретных систем. Отбор действует через дифференциальное размножение особей, имеющих разные генотипы. Таким образом, создание качественных различий путем накопления малых изменений и очевидное совершенствование отдельных механизмов — не самоцель, а лишь побочный продукт естественного отбора, действующего через дифференциальное размножение.

Количественные изменения при микроэволюции

Если естественный отбор создает качественное изменение в результате накопления количественных изменений, то, вероятно, есть возможность выявлять и изучать эти мелкие количественные изменения и таким образом исследовать эволюционные процессы на том уровне, где они наиболее тонки. Именно в этом состоит суть изучения микроэволюции. Важность исследования мелких количественных микроэволюционных изменений как одного из шагов на пути к пониманию процессов эволюции подчеркивает Мэннинг (Manning, 1964, 1971). Изучая микроэволюцию, можно выделить по крайней мере пять следующих типов количественных изменений поведения (Blest, 1961; Manning, 1964, 1971).

1. Изменения порога для гомологичных форм поведения. Микроэволюционные изменения могут привести к различиям в пороге возникновения определенных гомологичных реакций. Например, разные виды ночных бабочек различаются по интенсивности стимула, необходимого для того, чтобы вызвать защитные демонстрации. У ярко окрашенных несъедобных видов малейшее прикосно-

вение вызывает двигательную реакцию и демонстративное поведение. Наоборот, бабочки, имеющие покровительственную окраску, остаются неподвижными, и демонстративное поведение возникает у них только в ответ на сильный толчок (Blest, 1957).

2. *Изменения частоты, с которой выполняются гомологичные действия.* У близко родственных видов существует ряд общих форм поведения, но виды могут различаться по частоте осуществления того или иного действия. Например, у двух близких видов плодовых мушек, *Drosophila melanogaster* и *D. simulans*, во время ухаживания наблюдаются две демонстрации с участием крыльев: «ножницы» (при которых оба крыла медленно раздвигаются) и «трепетание» (при котором одно крыло расправляется и быстро вибрирует в вертикальной плоскости). Трепетание представляет собой преобладающую демонстрацию у *D. melanogaster*, а «ножницы» — у *D. simulans*. Случайный наблюдатель может ни разу не увидеть «ножниц» у *D. melanogaster*; для этого нужны длительные наблюдения (Manning, 1959).

3. *Изменения скорости выполнения гомологичных действий.* В этом случае форма движения не изменяется, но оно производится быстрее или медленнее. Примеры этого были найдены при изучении защитных демонстраций у бабочек (Blest, 1957) и угрожающего поведения у чаек (Tinbergen, 1959).

4. *Изменения в «акценте» на разных элементах гомологичного поведения.* Хотя у двух близких видов возможны сходные движения, у одного из них они могут быть более выражены, более подчеркнуты, чем у другого. Например, у одного из видов данное движение может иметь бо́льшую амплитуду, в результате чего все действие кажется преувеличенным. Таковы движения, сопровождающие «долгий призывный крик», у двух близко родственных видов чаек — серебристой чайки и клуши (рис. 13.1). У этих видов оба конечных элемента моторного стереотипа выражены в различной степени: клуши опускают голову ниже, а затем закидывают ее выше, чем серебристые чайки.

5. *Изменения, приводящие к ритмическому повторению гомологичного акта.* Иногда единичное обособленное движение, наблюдаемое у одного вида, превращается у другого в ритмически повторяющуюся серию таких же движений. Подобный процесс, возможно, играл важную роль в эволюции ухаживания у некоторых птиц, например у зебровой амадины (Morris, 1954).

Изменения этих пяти типов, а также другие количественные изменения, происходящие на микроэволюционном уровне, накапливаются из поколения в поколение, создавая со временем качественные различия, столь характерные для надвидового уровня.

Пример различий, которые могут возникнуть в результате количественных эволюционных изменений, мы находим в церемонии ухаживания у ящериц рода *Sceloporus* (Hunsaker, 1962). Для репродуктивной изоляции между разными видами здесь оказалось

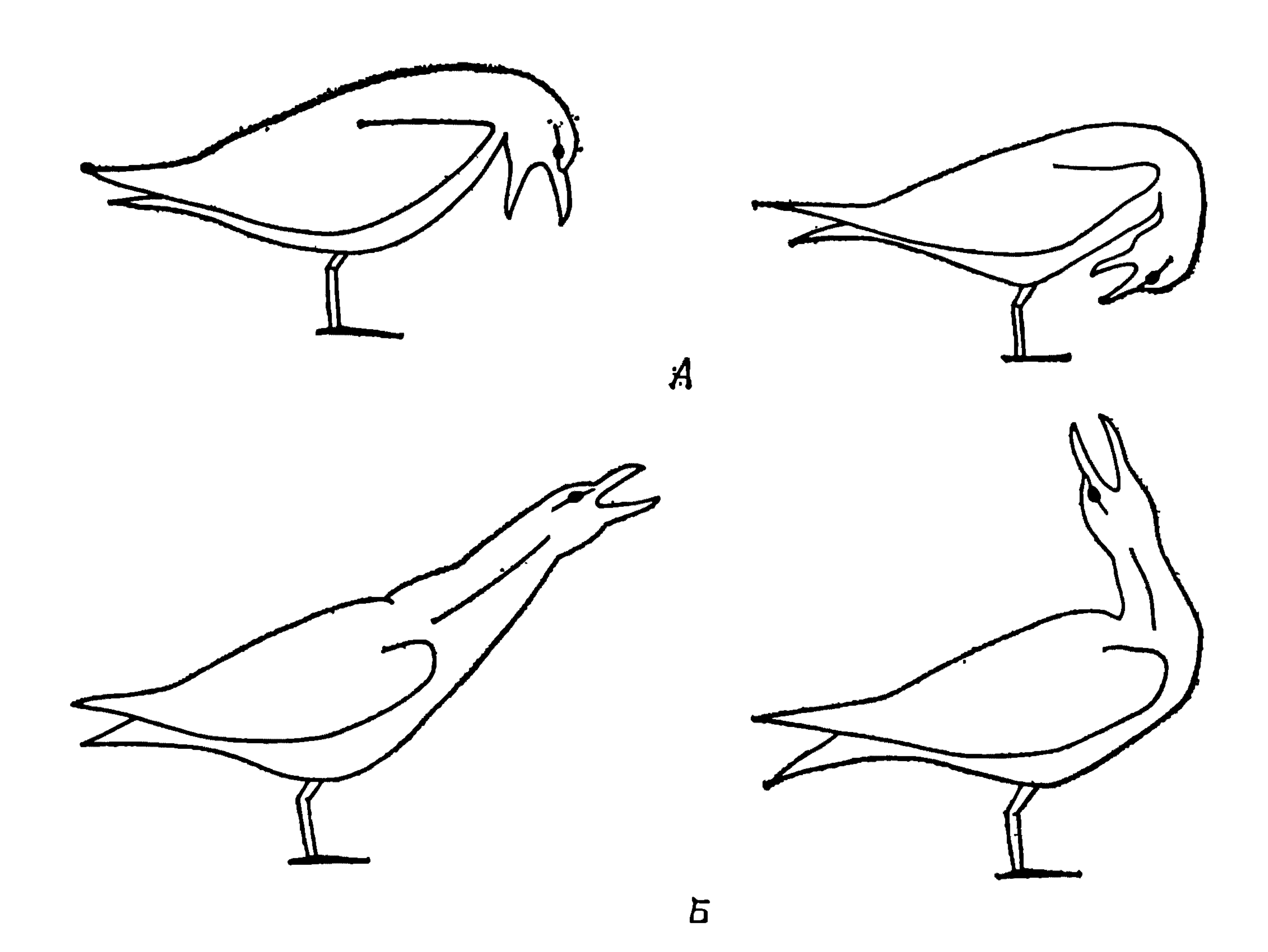


Рис. 13.1. Различия в форме гомологичных демонстраций у серебристой чайки (*Larus argentatus*) и клуши (*L. fuscus*). У обоих видов голова вначале опущена (*А*), а затем поднимается кверху (*Б*). Межвидовое различие состоит в степени выраженности обеих крайних поз. (Brown, 1967.)

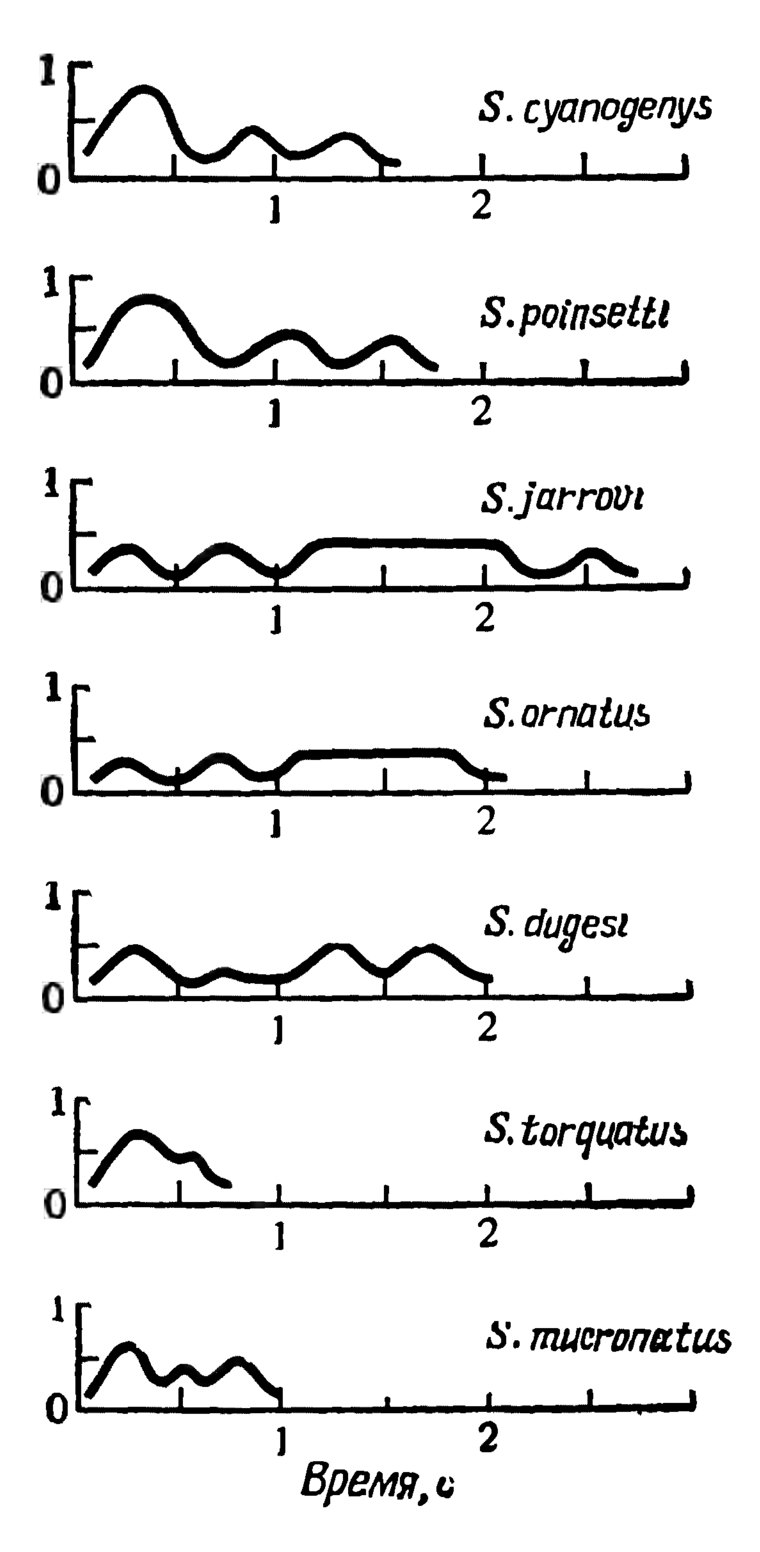


Рис. 13.2. Схема кивающих движений при ухаживании у семи видов ящериц рода *Sceloporus*. На оси ординат — степень поднятия головы. (Hunsaker, 1962.)

достаточно различий в амплитуде, скорости и характере кивков головы, сопровождающих ухаживание (рис. 13.2).

Морфологические изменения, связанные с поведением

Если какая-нибудь демонстрация связана с выставлением напоказ или движением какой-либо гипертрофированной части тела, возникает интересный вопрос о соотношении между эволюцией поведения и морфологической эволюцией. Соответствующее структурное изменение не могло бы произойти без некоторой преадаптации, а между тем во многих случаях функциональную роль гипертрофии, а значит и доставляемое ею селективное преимущество, по-видимому, можно объяснить только в поведенческом контексте. Таким образом, создается впечатление, что эволюция морфологических признаков нередко может следовать за изменениями поведения.

Можно привести доводы в пользу того, что поведение — одна из наиболее прогрессивных особенностей животных. Уиклер (Wickler, 1972) и Уилсон (Wilson, 1975) заходят так далеко, что даже говорят о поведении как об «эволюционном водителе ритма». Под этим они имеют в виду, что в ситуациях, подобных только что описанной, когда поведение и структура изменяются одновременно, нередко именно поведение выступает в роли «лидера» эволюционного процесса, тогда как изменение структуры следует за ним. Возможно, например, что сложные морфологические адаптации, используемые самцом павлина во время ухаживания, развились после того, как демонстративное поведение уже сложилось.

Есть множество других примеров морфологических изменений, идущих вслед за эволюцией поведения. Пытаясь создать правдоподобную модель эволюции рогов и сходных с ними органов, Гейст (Geist, 1966) описал ряд этапов, через которые могли бы проходить эти органы, следуя за различными изменениями поведения. Разнообразные приемы, используемые в драке, послужили причиной эволюционных изменений в толщине черепа и привели к развитию роговидных органов. Самыми большими рогами обладал ныне вымерший гигантский олень (*Megaloceros giganteus*) — их размах достигал 4 м. Гаулд (Gould, 1973) полагает, что эти огромные рога могли развиться у самцов как символ доминирующего положения, которое благоприятствует дифференциальному размножению. Еще одним примером служит эволюция крестцовых пятен у многих млекопитающих. У ряда животных, в частности у многих копытных, в области крестца имеются хорошо заметные пятна белого и других цветов. Гатри (Guthrie, 1971) высказал мнение, что эти пятна возникли как знаки, подкрепляющие субординацию в поведении. Как считает Гатри, пятна помогают недвусмысленно сообщить о месте данной особи в иерархии, и они возникли в

процессе эволюции в связи с позами умиротворения, при которых выставляется напоказ аногенитальная область.

ВИДООБРАЗОВАНИЕ И РЕПРОДУКТИВНАЯ ИЗОЛЯЦИЯ

Один из важных вопросов при изучении эволюции поведения — это вопрос о том, как образуются виды. В главе 3 мы определили вид как группу особей, свободно скрещивающихся между собой в естественных условиях, но не скрещивающихся с представителями других таких групп. Для изучения эволюции поведения обычно представляют интерес различия по меньшей мере видового уровня. Между членами разных популяций, принадлежащих к одному виду, существует много количественных и даже качественных различий. Рассматривая проблему формирования видов (*видообразования*), мы хотим выяснить, каким образом такие различия приводят к репродуктивной изоляции и к обособлению видов.

Аллопатрическое видообразование

Две группы животных называют *симпатрическими*, если они обитают в одной и той же географической области, и *аллопатрическими*, если они географически разобщены. Среди биологов господствует мнение, что для видообразования необходима географическая изоляция, т. е. оно должно происходить в аллопатрических условиях. Тем не менее некоторые биологи настаивают на том, что видообразование бывает и симпатрическим. В то время как Майр (Mayr, 1963), например, считает аллопатричность непременным условием видообразования, Скаддер (Scudder, 1974) допускает возможность иных форм видообразования, в том числе и симпатрической формы. Мы ограничимся здесь рассмотрением аллопатрического видообразования.

Процесс аллопатрического видообразования начинается с одной популяции, которая явно относится к одному виду. Эта популяция должна оказаться разделенной каким-либо географическим или экологическим барьером, в результате чего образуются две субпопуляции, которые уже не могут свободно скрещиваться между собой. Разделение популяций может быть следствием образования горного хребта (например, в период оледенения), расселения по разным островам или изоляции в разных озерах. В период, когда обмен генами между двумя такими субпопуляциями невозможен, в генофонде каждой из них возникают изменения. Многие из этих изменений связаны с естественным отбором, происходящим в процессе адаптации к слегка различающимся местообитаниям. Масштабы и скорость этих изменений зависят от филогенетической инерции и экологического давления. Другие генетические изменения могут быть результатом таких случайных процессов, как

дрейф генов. Случайные факторы играют особенно важную роль в мелких субпопуляциях.

В какой-то момент географический барьер преодолевается или исчезает и две субпопуляции снова вступают в контакт. Дальнейший ход событий зависит от степени и характера изменений, возникших за время изоляции. Если изменения в генофондах совсем незначительны, две субпопуляции будут свободно скрещиваться между собой и в конце концов опять сольются в одну популяцию. Если же они оставались разделенными так долго, что их генофонды очень сильно изменились, скрещивание между ними становится невозможным: они уже превратились в два самостоятельных вида. Однако дивергенция может быть не такой резкой. Субпопуляции могут дивергировать до некоторой промежуточной степени, так что гибридизация между ними остается возможной, но гибридные особи менее конкурентоспособны. Если гибриды не столь жизнеспособны или не столь плодовиты, как потомство от скрещиваний в пределах каждой субпопуляции, то приспособленность животных, скрещивающихся вне своей субпопуляции, окажется ниже, чем у тех, кто выбирает себе партнеров внутри субпопуляции. В таком случае будет действовать отбор, направленный против скрещиваний между животными из разных субпопуляций.

Именно на этой стадии, после того как две дивергировавшие группы вновь встретились, механизмы репродуктивной изоляции дают селективное преимущество. Такими механизмами служат те биологические свойства особей, которые препятствуют скрещиванию между представителями симпатрических групп (гл. 3). Эти свойства вырабатываются вследствие более низкой конкурентоспособности гибридов между двумя субпопуляциями. Особи, скрещивающиеся с членами чужой субпопуляции, окажутся в невыгодном положении (в смысле размножения) по сравнению с теми, которые скрещиваются с членами собственной субпопуляции. Это приводит к усилению механизмов репродуктивной изоляции, так что скрещивание между двумя субпопуляциями становится редким или даже невозможным. Субпопуляции превратились теперь в два разных вида.

Как правило, субпопуляции, которые были прежде изолированы, становятся симпатричными только в части своих географических ареалов. Именно в этой зоне симпатричности отбор будет действовать против скрещиваний между популяциями и благоприятствовать развитию изолирующих механизмов. Особи, принадлежащие к двум субпопуляциям, будут здесь дивергировать сильнее, чем в зонах аллопатричности. Это так называемый феномен *смещения признаков*. В результате смещения признаков животные, принадлежащие к двум вновь возникшим видам, взаимодействуют таким образом, что в зоне симпатричности происходит дальнейшая дивергенция этих видов.

Дарвиновы вьюрки

Превосходным примером того, каким образом предположительно единая популяция может дивергировать в процессе адаптации к новым местообитаниям (процесс, называемый *адаптивной радиацией*), служит группа вьюрков, обитающих на Галапагосских островах, к западу от побережья Эквадора (Lack, 1947, 1953). Этих птиц называют «дарвиновыми вьюрками», так как Дарвин изучал их во время своего путешествия на «Бигле». В настоящее время на Галапагосских островах живут 14 видов вьюрков. В результате радиации они образовали ряд сильно отличающихся друг от друга форм. Разнообразие этих птиц наиболее ярко выражено в характере их питания и в форме клюва. У одних видов клюв приспособлен для раздавливания семян разной величины; у других — для схватывания насекомых и почек растений; у третьих — для извлечения насекомых из-под коры деревьев. Возможно также, что внешний вид клюва играет определенную роль в демонстрациях при ухаживании и тем самым способствует репродуктивной изоляции.

Согласно Лэку (Lack, 1947, 1953), первыми воробьиными птицами, прибывшими на Галапагосские острова, была, возможно, стая предковых вьюрков. Эти вьюрки нашли здесь большие и разнообразные пищевые ресурсы при отсутствии конкурентов и хищников. Результатом была адаптивная радиация, в процессе которой представители исходной группы оказались изолированными на разных островах, приспособились к местным условиям и дали начало 14 самостоятельным видам. Вследствие особых условий, характерных для Галапагосских островов, многие из этих вьюрков заняли экологические ниши, обычно несвойственные вьюркам. Географическая изоляция друг от друга и от птиц, населяющих материк, а также возможности для быстрой дивергенции в результате приспособления к новым местообитаниям сыграли, вероятно, решающую роль в адаптивной радиации дарвиновых вьюрков.

Экспериментальное изучение репродуктивной изоляции

Ряд исследователей пытался искусственно воспроизвести типы взаимодействий, которые должны иметь место при воссоединении двух субпопуляций, бывших в прошлом симпатрическими (Koopman, 1950; Knight et al., 1956; Kessler, 1966; Crossley, 1974). Все эти работы проводились на плодовой мушке *Drosophila* — «белой крысе генетиков». Мушек двух близко родственных видов или же линий, имеющих сходные генотипы, но различающихся по какому-нибудь гену-маркеру с хорошо выраженным эффектом, помещают в смешанную культуру и дают возможность спариваться. В таких культурах мухи могут либо скрещиваться с особями своего гено-

типа, либо давать гибридов. Потомков от гибридных скрещиваний удаляют, так что они не участвуют в дальнейшем размножении. Если повторять эту процедуру на протяжении ряда поколений, то между двумя популяциями возникает репродуктивная изоляция. В нескольких первых поколениях и в контрольных линиях значительную долю скрещиваний составляют гибридные скрещивания, тогда как в линиях, подвергающихся отбору, процент гибридных скрещиваний уменьшается на протяжении 20—40 поколений.

Кроссли (Crossley, 1974) подробно проанализировала репродуктивные взаимодействия между мутантами *ebony* и *vestigial* после отбора, направленного против гибридов. Она обнаружила, что в ходе эксперимента брачное поведение двух ее популяций изменилось. У самок наблюдалось повышение тенденции противостоять ухаживанию со стороны самцов чужой (гетерогаметной) линии, а у самцов — усиление тенденции прекращать ухаживание при отрицательной реакции самок чужой (но не своей) линии.

Эти работы отличаются от экспериментов с отбором, обсуждавшихся в главе 7, тем, что отбор был направлен не на усиление каких-то поведенческих признаков, а против гибридов — подобно тому как это иногда бывает в природе. В результате такого отбора, направленного против гибридов, усиливалась репродуктивная изоляция и возникали эволюционные изменения в поведении. События, происходящие при первом взаимодействии между двумя субпопуляциями, которые прежде были аллопатрическими, возможно, не слишком отличаются от того, что происходило в описанных экспериментах с линиями плодовой мушки.

РИТУАЛИЗАЦИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ ДЕМОНСТРАТИВНОГО ПОВЕДЕНИЯ

Эволюция демонстраций, осуществляемых животными при встречах агонистического и сексуального характера, усиленно изучалась этологами. Такие демонстрации обычно весьма сложны и сильно различаются у разных видов. Сразу же возникает вопрос о природе эволюции этих поведенческих актов. В основе своей эта эволюция ничем не отличается от эволюции любой другой формы поведения. Однако мы находим здесь очень четкие примеры эволюции поведения в действии. Поэтому мы рассмотрим некоторые процессы, лежащие в основе эволюции демонстраций, в качестве наглядных частных случаев эволюции поведения вообще.

Эволюционное происхождение демонстраций

В процессе эволюции демонстраций, как это характерно для эволюции вообще, естественный отбор использует в качестве «сырого материала» все возможные формы поведения. По традиции этологи различают три главных источника демонстраций (см., например, Tinbergen, 1952b; Hinde, Tinbergen, 1958):

1. Интенционные движения. Многие демонстрации, по-видимому, возникли из интенционных движений — подготовительных или незавершенных движений, нередко наблюдаемых на начальных стадиях какой-либо активности (см. гл. 2). Такие движения были, вероятно, важным источником «преадаптации» для эволюции некоторых форм демонстраций у птиц (Daanje, 1950). Такие элементы демонстраций, как поднимание хвоста, представляют собой начальные движения при подготовке к полету, однако они часто производятся и тогда, когда птица встревожена, но не взлетает. Эти движения, по-видимому, служат источником многих демонстраций. Один из примеров — демонстрация «полный вперед» у зеленой кваквы (см. рис. 2.1).

2. Смещенные активности. Другие виды демонстраций возникли, очевидно, на основе смещенных активностей — «выпадающих из контекста» форм поведения, часто наблюдаемых в конфликтных ситуациях. К ним относятся «смещенное почесывание» у неразлучников (см. табл. 13.1) и щелканье клювом у зеленой кваквы (см. рис. 2.1), которые, по-видимому, возникли из смещенных активностей, связанных со сбором материала для гнезда.

3. Переадресованные действия. Третьим классическим источником материала для эволюции демонстраций служат переадресованные действия, когда какая-либо форма поведения, например агрессия, направляется не на тот объект, который ее вызвал, а на какой-либо другой. Некоторые демонстрации, наблюдаемые у крачки и близких к ней видов, могли произойти от таких переадресованных атак (Cullen, 1960).

Позднее стало выясняться, что сигналы могут возникать почти из любой подходящей формы поведения, морфологической структуры или физиологического процесса (Andrew, 1963; Wilson, 1975). Ввиду известной способности естественного отбора использовать любую возможность это не должно вызывать удивления. К числу некоторых дополнительных источников демонстраций относятся:

1. Обмен кормом. Демонстрации могут возникнуть в процессе эволюции из обмена кормом, как в случае ритуального кормления при ухаживании у неразлучников (см. табл. 13.1).

2. Защитные реакции. Приветственные демонстрации, наблюдаемые у приматов при встрече друг с другом, по-видимому, возникли из защитных движений, производимых млекопитающими в ответ на неожиданные или неприятные стимулы (Andrew, 1963).

3. Комфортные движения. Многие предкопуляционные сигналы у уток и гусей, видимо, произошли от таких комфортных движений, как чистка оперения, отряхивание, потягивание и купанье (McKinney, 1965).

4. Терморегуляция. Наблюдаемые у птиц демонстрации, сопровождаемые распушением перьев, возможно, произошли от терморегуляторного поведения (Morris, 1956).

Ритуализация

Ритуализация представляет собой эволюционный процесс, в результате которого какая-либо форма поведения изменяется таким образом, что либо становится сигналом, используемым для общения, либо усиливает свою эффективность в качестве такого сигнала. В период перехода от первоначальной функции данной формы поведения к его новой сигнальной функции наблюдаются практически все описанные выше количественные микроэволюционные изменения (например, изменение порога, частоты, скорости, выраженности или повторности). Хайнд и Тинберген (Hinde, Tinbergen, 1958) отмечают три особенности, характерные для ритуализации демонстративного поведения:

1. Развитие бросающихся в глаза структур. Как уже говорилось, эволюция поведения сопровождается изменением различных структур, выполняющих сигнальные функции.

2. Схематизация движений. Характер движений изменяется в соответствии с общим характером микроэволюционных изменений (см., например, табл. 13.1)

3. Эмансипация. В процессе ритуализации, по мере того как данная форма поведения начинает функционировать в новом контексте, она «эмансипируется», т. е. становится независимой от первоначального мотивационного контекста. Так, например, какая-либо демонстрация, возникшая на основе смещенной активности, проявляется уже не в конфликтных ситуациях, а в связи с ухаживанием, угрозой или в каком-нибудь ином случае.

Давление, оказываемое на демонстрации отбором

На формы поведения, играющие роль сигналов, воздействует ряд селективных давлений, совершенствующих и видоизменяющих эти сигналы (Cullen, 1966). Как правило, в результате эволюционных изменений сигналы становятся более заметными и однозначными. Так, например, эволюция демонстраций у манящего краба (*Uca*) была связана с изменением скорости, ритма и формы движений его клешней. В результате таких изменений сигнал эволюционировал в направлении большей заметности (Crane, 1957).

Каллен (Cullen, 1966) различает три основных типа селективных давлений:

1. Давление на межвидовые сигналы. Бóльшая однозначность сигналов способствует репродуктивной изоляции и предотвращает гибридизацию; она также снижает частоту агрессивных встреч между представителями близких видов, не конкурирующих за одни и те же экологические ресурсы.

2. Давление на внутривидовые сигналы. Для вида выгодно, чтобы эти сигналы были как можно более четкими, так как это

сводит к минимуму смешение разных сигналов. Согласно дарвиновскому *принципу антитезы* (Darwin, 1873), две демонстрации, имеющие противоположное значение, должны различаться как можно больше; часто они включают движения, направленные в противоположные стороны. Так, например, позы «вытягивание шеи» и «полный вперед» у зеленой кваквы (см. рис. 2.1) служат соответственно демонстрациями угрозы и умиротворения и связаны с совершенно противоположными движениями.

3. Давление на сигналы, демонстрирующие индивидуальные различия. Сигналы могут служить для идентификации особи, производящей демонстрацию.

Рецепторные системы и компромисс

Остается упомянуть еще о двух интересных нерешенных проблемах, связанных с ритуализацией. Одна из них касается корреляции между эволюционными изменениями у отправителя и у получателя сигналов. Эволюция демонстраций должна сопровождаться эволюцией реактивности тех особей, которым эти демонстрации адресованы (Blest, 1961). Например, если изменяется форма ухаживания у самца, то соответственно должны изменяться и предпочтения, проявляемые самкой. Может быть, существуют общие комплексы генов, контролирующие как тип демонстраций, так и характер реактивности? Или же эти две системы контролируются разными комплексами генов, эволюция которых протекает параллельно? Эта проблема до сих пор почти не изучалась.

Другая проблема касается соотношения между тенденциями к совершенствованию и к компромиссу в эволюции демонстраций (см. Manning, 1971). Так как естественный отбор действует на организм как целое, многие признаки представляют собой компромисс между двумя противоположными эволюционными силами. Так, например, возможное изменение поведения и морфологии под действием одной группы селективных давлений отбора ограничивает другая группа таких давлений. Хотя большие рога дают преимущество при ухаживании, очевидно, что физическая сила и метаболические возможности животных, которые должны их нести, ограничены. Длинный и узкий клюв более эффективен, чем обычный, в качестве стимула, вызывающего реакцию клевания у птенцов чайки (Tinbergen, Perdeck, 1950), однако ясно, что форма и размеры клюва должны определяться и другими функциями, например связанными со способом питания.

Эволюция ухаживания у мух-толкунчиков

В заключение раздела о ритуализации и эволюции демонстраций мы опишем один особенно интересный пример — эволюцию ухаживания у мух-толкунчиков (Kessel, 1955), который иллюстри-

рует многие принципы и явления, обсуждавшиеся в этой главе. У мухи *Hilara sartor* (сем. Empididae) наблюдается интересная форма брачного ритуала. Самцы строят шелковые «баллоны», достигающие примерно их собственных размеров. Затем они образуют рой, из которого самка выбирает себе партнера. Самец подносит самке свой баллон, она его принимает, после чего пара улетает для спаривания. Возникает очевидный вопрос: как в процессе эволюции могло возникнуть такое поведение? Кессель изучил ряд видов из нескольких тысяч, составляющих семейство Empididae, и описал у разных видов восемь последовательных стадий изменения брачного ритуала, возможно соответствующих постепенной эволюции этой необычной формы ухаживания:

Стадия 1. Самец отыскивает самку и ухаживает за ней в изоляции от других пар.

Стадия 2. Самец ловит добычу и преподносит ее самке, которая поедает ее перед спариванием.

Стадия 3. Самцы ловят добычу, собираются группой и преподносят добычу самкам, которые поедают ее и спариваются с самцами.

Стадия 4. Все происходит как на стадии 3 — с той разницей, что самцы, прежде чем образовать скопление, обвивают добычу несколькими шелковыми нитями.

Стадия 5. Все происходит как на стадии 4, только здесь самцы полностью оплетают добычу шелком.

Стадия 6. Все происходит как на стадии 5, но самцы пожирают съедобные части добычи, прежде чем преподнести «баллон» самке, так что самка получает лишь несъедобные остатки.

Стадия 7. Виды, соответствующие этой стадии, в отличие от видов первых шести стадий не плотоядные. Поэтому самец подбирает какую-нибудь часть высохшего насекомого и использует ее в качестве основы для плетения баллона.

Стадия 8. Самцы, как у *H. sartor*, не используют остатков насекомого при построении баллона.

На этом примере можно четко проследить процесс ритуализации и постепенные изменения, происходящие у близких форм. Можно также видеть, какие преимущества для изучения эволюции поведения дают таксоны, содержащие много близко родственных видов с такими формами поведения, которые четко выражены и вместе с тем видоспецифичны.

ПОВЕДЕНИЕ И СИСТЕМАТИКА

Задача систематики состоит в разработке осмысленной и удобной системы классификации живых организмов. Некоторые учащиеся думают, что классификация организмов уже завершена, что все виды живых существ на сегодня уже определены и занимают надлежащее место в системе. Ясно, что это совсем не так. Биоло-

ги все время находят новые виды и пересматривают таксономический статус некоторых форм. Относительно классификации ряда групп все еще существуют большие разногласия. В последнее время поведение стали еще шире использовать для установления таксономических взаимоотношений. Как было неоднократно показано в этой книге, многие формы поведения видоспецифичны, в большой степени определяются наследственностью и весьма однотипны внутри вида; но они часто обнаруживают значительную межвидовую изменчивость. Такие формы поведения оказались весьма полезными для уточнения системы классификации животных (Mayr, 1958).

В некоторых случаях поведенческие признаки служат единственным критерием для различения животных, принадлежащих к разным видам. Один из примеров этого мы находим у светляков (Barber, 1951; Lloyd, 1969). Как было показано на рис. 5.2, самцы разных видов во время полета привлекают самок видоспецифичными световыми сигналами, а самки избирательно реагируют только на вспышки, производимые самцами их собственного вида. Следует также напомнить, что в определении видового статуса решающую роль играют размножение и репродуктивная изоляция. Некоторые виды светляков невозможно отличить друг от друга ни по каким известным морфологическим признакам, а между тем они различаются по демонстрациям при ухаживании и не скрещиваются между собой. Таким образом, это «хорошие» виды, хотя их можно разделить только на основе их поведения.

Данные о поведении могут оказаться полезными при определении истинного систематического положения видов, принадлежность которых к той или иной группе не ясна. Беков и др. (Bekoff et al., 1975) придали этому подходу количественный характер, применив «анализ дискриминантных функций» для определения групповой принадлежности одного из обитающих в Новой Англии представителей Canidae по данным о поведении. Полученные результаты согласовались с морфологическими данными, указывающими на бо́льшую близость этой формы к койотам, чем к волкам. Аналогичным образом Ровнер (Rovner, 1973) использовал подробные данные о копулятивном поведении тарантула *Schizocosa avida*, чтобы обосновать его выделение в новый род.

Данные о поведении оказались полезными при разработке системы классификации целых групп организмов. Превосходным примером служат утки и гуси (Lorenz, 1941; Johnsgard, 1961). Как видно из рис. 13.3, разные виды уток и гусей различаются по типам поведения. Построение модели в форме «кисточки для бритья» на основе поведенческих признаков дает ценные сведения для подтверждения или пересмотра систематического положения различных видов.

Дорожные осы (Pompilidae) морфологически настолько отличаются от других ос, что их не удавалось отнести ни к одному из ос-

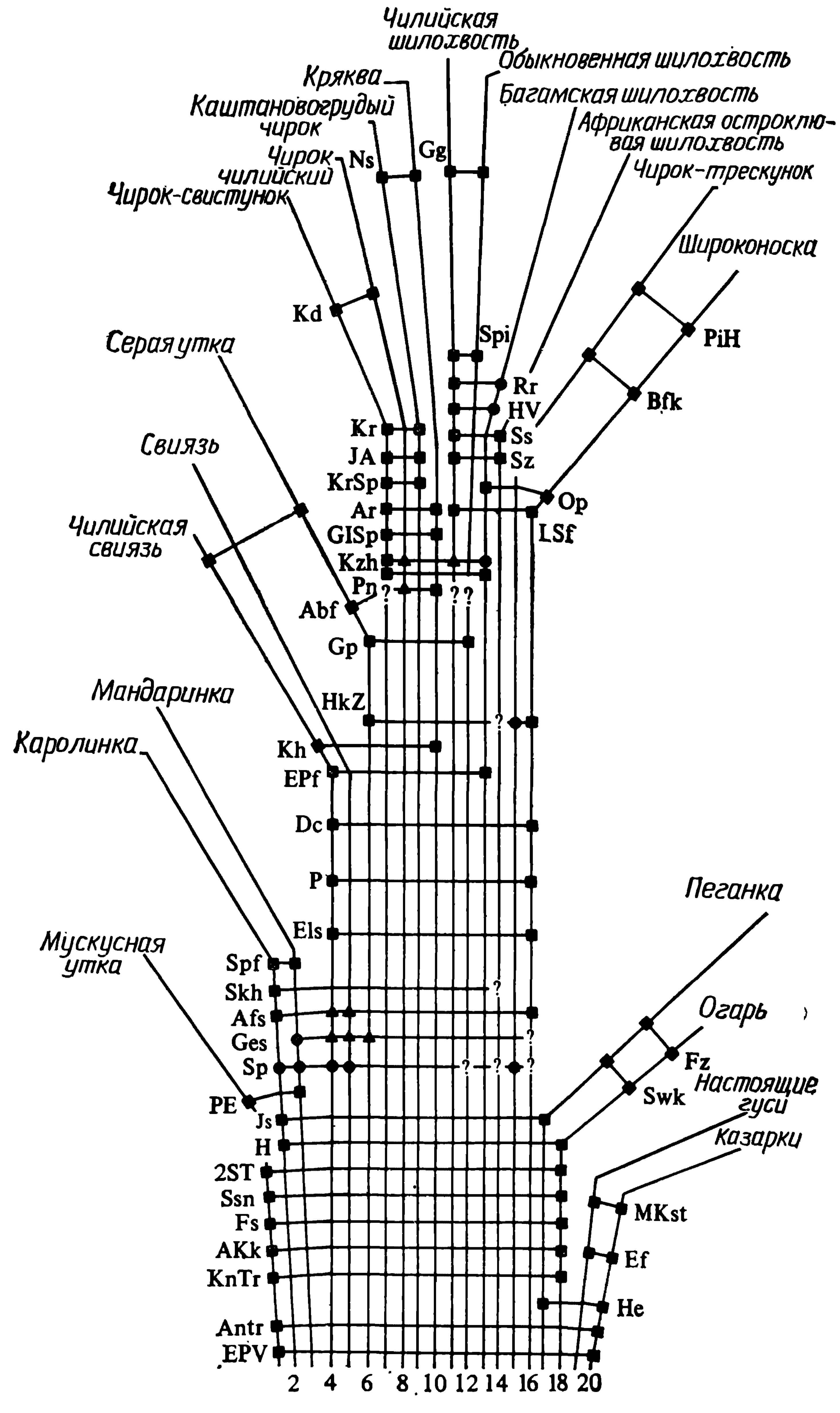


Рис. 13.3. Классификация представителей сем. Anatidae, основанная на поведенческих признаках. (Lorenz, 1941.) Виды представлены вертикальными и косыми линиями: горизонтальными линиями указано наличие того или иного признака у видов, линии которых пересекаются с линией данного признака. (Латинские буквы — сокращенные обозначения признаков.)

новных семейств. Рассмотрев пять важных особенностей поведения этих ос, Эванс (Evans, 1953) смог сделать обоснованные выводы относительно их происхождения и положения в системе.

Все эти примеры говорят о том, что хотя многие формы поведения весьма лабильны и их трудно изучать в эволюционном плане, другие формы достаточно стабильны и их эволюцию можно изучать примерно так же, как и эволюцию морфологических признаков.

ДОМЕСТИКАЦИЯ

Доместикацию (одомашнивание) «определяют как такое состояние, при котором размножение животных, забота о них и кормление в большей или меньшей степени зависят от человека... Доместикация сопровождается рядом биологических (морфологических, физиологических или поведенческих) изменений у животного. Этим она отличается от *приручения,* которое определяют как устранение склонности убегать от человека» (Hale, 1969, p. 22).

Одна из проблем, вызывающих серьезные разногласия, касается влияния доместикации на поведение. Многие исследователи поведения использовали в своих опытах одомашненных животных — птиц, грызунов, копытных и хищных. Другие относятся к таким работам весьма критически, подобно тому как представители классической этологии критиковали сравнительных психологов, работавших на лабораторных крысах. Относительно влияния доместикации на поведение нередко высказывались диаметрально противоположные точки зрения. Единственный верный путь к решению этой проблемы — проведение тщательных исследований.

Происхождение одомашненных видов

Хейл (Hale, 1969) составил перечень важнейших одомашненных видов (птиц и млекопитающих), рассмотрев происхождение каждого из них. Можно думать, что доместикация началась с использования животных в различных религиозных и иных ритуалах и приручения их в чисто развлекательных или хозяйственных целях. По-видимому, собаки ведут свое происхождение только от волков и процесс их доместикации начался в Центральной Европе (Scott, Fuller, 1965). Рихтер (Richter, 1954) и Локкард (Lockard, 1968) проследили происхождение лабораторных крыс и установили, что впервые белые крысы были использованы в лаборатории в Париже в 1856 г. Мутантные вальсирующие мыши, как выяснилось, были известны в Китае еще за 80 лет до нашей эры (Lindzey, Thiessen, 1970). Разные линии инбредных мышей имеют совершенно различное происхождение, причем многие из них были выведены любителями комнатных животных (Staats, 1966). Ван Оортмерсен (Van Oortmerssen, 1970) утверждает даже, что многие различия между инбредными линиями, возможно, представля-

ют собой остатки адаптаций к различным местообитаниям, где жили дикие предки этих форм, а не результаты доместикации и инбридинга как таковых.

Не все виды легко поддаются доместикации. Хейл (Hale, 1969) попытался составить перечень особенностей тех видов, которые нетрудно было одомашнить. К числу таких особенностей относятся: образование больших сообществ, иерархическая структура сообщества с доминированием, беспорядочное спаривание, выводковость, подпускание человека на близкое расстояние и всеядность. К чертам, неблагоприятным для доместикации, относятся: территориальность, образование постоянных пар, птенцовость, специализированный характер питания и крайняя быстрота передвижения.

Влияние доместикации на поведение

Влияние доместикации изучалось на многих видах птиц и млекопитающих (см., например, Hale, 1969; Eibl-Eibesfeldt, 1975; Desforges, Wood-Gush, 1975), но наиболее обширные исследования проведены на грызунах.

Методы. Для изучения эффектов доместикации применяют главным образом два метода: «рекапитуляцию» и сравнение одомашненных и диких форм. Лучшие результаты дает первый метод, при котором отлавливают диких животных и на протяжении ряда лет наблюдают за изменениями популяции, происходящими в неволе. Кинг и Доналдсон (King, Donaldson, 1929) и Кинг (King, 1939) сообщали о проведении подобных исследований на крысах, а Коннор (например, Connor, 1975) проводит их сейчас на домовых мышах. Для таких экспериментов требуется много времени и средств, и их трудно контролировать; поэтому они проводятся довольно редко.

Чаще производят сравнение существующих одомашненных линий с животными, выловленными из природных популяций. Одна из главных возникающих здесь проблем — ошибка выборки. Многие различия, отмечаемые между пойманными в природе и доместицированными животными, носят количественный характер. Известно, однако, что количественные различия существуют как между разными доместицированными линиями, так и между этими линиями и природными популяциями. Строгий эксперимент, в котором ряд одомашненных линий сопоставлялся бы с дикими животными из ряда различных популяций, еще предстоит провести.

Серые крысы. Мнение о том, что с дикими серыми крысами работать труднее, чем с доместицированными (т. е. лабораторными) крысами, справедливо, хотя нередко трудности несколько преувеличивают. Есть ряд методов, позволяющих успешно изучать диких серых крыс в лаборатории (Boice, 1971).

Между дикими и лабораторными крысами обнаружено значительное число морфологических, физиологических и поведенческих различий. В экспериментах с «рекапитуляцией» процесса одомашнивания Кинг и Доналдсон (King, Donaldson, 1929) наблюдали у крыс увеличение веса тела, уменьшение веса головного мозга и некоторых желез внутренней секреции, повышение плодовитости и значительную утрату злобности.

Как отмечалось в главе 4, у лабораторных крыс неофобия выражена в меньшей степени, чем у диких (Barnett, 1963; Mitchell, 1976; Barnett, Cowan, 1976). Кроме того, по сравнению с дикими лабораторные крысы проявляли меньшую активность в «открытом поле» (Price, Huck, 1976, Hughes, 1975), бо́льшую склонность грызть что-либо (Price, 1973), меньшее стремление спрыгивать с платформы (Price, 1973) или убивать мышей (Karli, 1956), меньшую агрессивность по отношению к другим крысам и к людям (Richter, 1949; Galef, 1970) и в целом лучшие результаты в задачах, требующих научения (Boice, 1972, 1973). Между дикими и лабораторными крысами имеются количественные различия по ряду показателей копулятивного поведения (Adler, 1974; McClintock, 1974).

Источники этих и других различий не вполне ясны. Перекрестное вскармливание крысят из одних линий самками других линий обычно не приводило к существенным изменениям в поведении (см., например, Galef, 1970; Price, Loomis, 1973). Вероятно, по крайней мере некоторые из описанных различий имеют генетическую основу. Вместе с тем ранний опыт действительно играет известную роль в развитии агрессивности. Например, у диких крыс, которых выращивали вместе с мышами, отмечалась меньшая агрессивность по отношению к мышам, а у крыс, которых человек время от времени брал в руки, — по отношению к людям (Galef, 1970). Галеф высказал мнение, что бо́льшая агрессивность диких крыс, возможно, объясняется их стремлением избегать новых предметов.

Домовые мыши. Коннор (Connor, 1975) провел эксперимент с «рекапитуляцией» процесса одомашнивания домовых мышей (при этом принимались тщательные предосторожности, чтобы свести к минимуму генетические изменения у диких, свободно скрещивающихся потомков диких мышей). На протяжении 10 поколений, выращенных в лаборатории, не было обнаружено никаких изменений ни в одном из 9 показателей, по которым оценивалось поведение. Однако инбридинг привел к снижению как агрессивности во взаимоотношениях между самцами, так и сопротивления при взятии в руки, хотя на 7 остальных показателей он не повлиял. Сравнивая инбредные линии с дикими мышами, Смит (Smith, 1972) нашел, что дикие мыши плохо обучаются избеганию и для них характерны высокая активность и выраженная реакция застывания. Как установили Эстеп и др. (Estep et al., 1975), у ди-

ких мышей обычно легче вызывается эякуляция, чем у инбредных. Кроме того, диким мышам для постройки гнезда требовалось меньше ваты. Различия между дикими и доместицированными мышами сложны, и их нельзя объяснить на основе наследственной «дикости», понимаемой как некий единый признак (Smith, Connor, 1974).

Оленьи мыши. Хотя оленьих мышей (*Peromyscus maniculatus*) человек начал разводить гораздо позднее, чем лабораторных крыс и мышей, на них уже сказывается влияние доместикации. Это проявляется в репродуктивном поведении (Price, 1967), отказе от пищи в новой обстановке (Price, 1972) и поведении в «открытом поле» (Price, 1970). Уэккер (Wecker, 1964) описал влияние доместикации на предпочтение местообитаний (см. гл. 9).

Возможные заключения. Даже этот беглый обзор ясно показывает, что в поведении диких и одомашненных грызунов, принадлежащих к одному и тому же виду, имеется много различий. Однако разные исследователи сделали из этих наблюдений разные выводы. К числу тех, кто высказывает самые крайние суждения, принадлежит Локкард (Lockard, 1968), называвший лабораторных крыс «уродцами», «противоестественными животными» и «дегенератами». Локкард заключает, что использование лабораторных крыс в качестве объекта для изучения поведения животных — всего лишь «скверная привычка», а не результат «обоснованного выбора». Другие авторы занимают прямо противоположную позицию: они проводят свои исследования только на лабораторных животных и широко используют получаемые данные для заключений о поведении животных в природных условиях и его адаптивном значении.

Промежуточную позицию заняли Дьюсбери (Dewsbury, 1973) и Бойс (Boice, 1973). Лабораторные условия отличаются от природных. Отбор действует в лаборатории точно так же, как и в природе, но селективные давления здесь совершенно иные. Лабораторные крысы в некоторых отношениях отличаются от диких. Эти различия обусловлены не вырождением лабораторных животных, а просто их приспособлением к иному комплексу внешних условий. Ввиду этих различий следует проявлять осторожность, распространяя выводы относительно одомашненных форм на поведение в природных местообитаниях, например при изучении адаптивной роли поведения. Вместе с тем лабораторные крысы могут быть идеальным объектом для изучения многих проблем развития поведения и его механизмов. В зависимости от изучаемой проблемы и от тех обобщений, которые хотел бы сделать исследователь, наилучшим объектом будут в разных случаях разные животные.

КРАТКИЕ ВЫВОДЫ

Эволюцию поведения можно изучать на видовом или на филетическом уровне. Исследования на видовом уровне дают более

точную информацию об эволюционных процессах, тогда как на филетическом уровне можно получить более широкое представление об эволюционной истории.

Гомологию определяют как сходство между видами, которое можно объяснить их происхождением от общих предков. При некоторых обстоятельствах есть основание говорить о гомологичности форм поведения у разных видов.

Процесс микроэволюции часто включает количественные изменения поведения, причем нередко вслед за ними происходят и морфологические изменения.

Аллопатрическое видообразование имеет место в тех случаях, когда какая-то популяция распадается на субпопуляции, изолированные географически и экологически, и эти субпопуляции дивергируют под действием естественного отбора и дрейфа генов. Если затем эти субпопуляции вновь становятся симпатрическими, то отбор способствует развитию репродуктивной изоляции между ними.

Эволюция демонстративных действий, или ритуализация, служит особенно подходящим материалом для изучения эволюции поведения.

Поведенческие признаки могут оказаться полезными при классификации животных.

В процессе доместикации изменяются многие поведенческие, морфологические и физиологические признаки. В главе рассмотрен вопрос об использовании одомашненных видов при изучении поведения.

Часть шестая

АДАПТИВНЫЕ ФУНКЦИИ ПОВЕДЕНИЯ

Этим разделом мы заканчиваем наш обзор четырех категорий вопросов, связанных с поведением животных — его развитием, механизмами, эволюцией и приспособительной функцией. При изучении функции поведения, или телеономии, нас интересует то, каким образом поведение вносит свой вклад в выживание и размножение организмов. Шестая часть книги, в которой обсуждаются эти вопросы, разделена на две главы. В первой из них описаны методы, которыми пользуются при изучении адаптаций, а также адаптивное значение поведенческих актов; вторая посвящена общественному поведению и всей области «социобиологии».

Здесь полезно еще раз напомнить то, что уже не раз говорилось в этой книге. Когда мы исследуем адаптивное значение поведения, мы отнюдь не предполагаем, что животное непременно понимает или как-то улавливает связь между своим поведением и его конечными результатами: просто естественный отбор действовал таким образом, что появились организмы, совершающие в определенной обстановке определенные поведенческие акты. Поскольку сжатые формулировки многих авторитетных исследователей поведения могут иногда наводить на мысль именно о таком понимании животными конечных следствий, все существенные утверждения следовало бы переформулировать более точно, хотя это заняло бы больше места и сделало язык менее живым и образным.

Глава 14

ПОВЕДЕНИЕ И ЕГО АДАПТИВНОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Изучая адаптивную функцию поведения, мы пытаемся выяснить, какую роль оно играет в выживании и размножении. Такой подход, по существу, идентичен исследованию «телеономии» (Pittendrigh, 1958), «анализу адаптаций» (Hodos, Campbell, 1969) и

«экологическому методу» (Lockard, 1971). При этом особое внимание уделяется экологическим факторам, важным для эволюции и поддержания определенных форм поведения в популяции. Хотя при изучении эволюции поведения обычно стараются избегать анализа сходств, основанных на аналогии, при исследовании адаптивной роли поведения такой анализ часто может быть весьма полезным.

МЕТОДЫ

В этой главе мы рассмотрим вопрос о том, каким образом можно судить об адаптивном значении поведения. Большая часть написанного по этому вопросу представляет собой кабинетные умозрительные рассуждения. Пронаблюдав какой-нибудь поведенческий акт, автор откидывается на спинку кресла, закуривает сигарету, устремляет взор в пустоту и начинает соображать, какой бы осмысленной цели могла служить данная форма поведения. Объяснение формулируется post hoc. Впрочем, такие спекуляции могут быть весьма ценными, так как служат превосходным источником гипотез.

Однако для того, чтобы доводы относительно адаптивной роли поведения были убедительными, нужны более строгие методы (см. Hailman, 1965). Хотя по своей точности такие методы редко могут сравняться с теми, которые применяют, изучая развитие поведения или его механизмы, они все же позволяют делать обоснованные предположения об адаптивной функции поведенческих признаков. К тому же предположения обычно доступны для дальнейшей проверки, так что выдвинутую гипотезу можно признать верной, уточнить или отбросить. Мы рассмотрим четыре метода — экспериментальный подход, метод внутривидовой корреляции, метод адаптивной корреляции и генетический анализ.

Экспериментальный метод

При использовании экспериментального подхода для выяснения адаптивной функции поведения роль последнего в опыте меняется на обратную. Обычно поведение было зависимой переменной, и мы выясняли, как влияют на него независимые переменные; теперь же поведение становится зависимой переменной: мы видоизменяем его и смотрим, как это может повлиять на какие-то следствия, предположительно важные для выживания, размножения или того и другого.

Примеры применения экспериментального метода можно найти в работе де Рюйтера (de Ruiter, 1956), касающейся поведения гусениц с *обратной светотенью.* Эта особенность окраски тела свойственна многим животным. Поверхность тела, обычно обращенная к свету, окрашена темнее, чем неосвещенная. Если у данного вида темнее дорзальная (верхняя) поверхность тела, животное распо-

лагается так, что эта поверхность обращена вверх. Если же темнее вентральная (нижняя) поверхность, животное часто ориентируется животом вверх. Понаблюдав, легко заметить, что животных с обратной светотенью обнаружить труднее, под каким бы углом мы на них ни смотрели, по сравнению с животными, имеющими иную окраску. Рассуждая в своем кресле, мы можем сформулировать гипотезу, что функция обратной светотени заключается в маскировке и что она дает селективное преимущество, защищая животное от хищников. Однако эта гипотеза нуждается в проверке. В вольере с голодными птицами де Рюйтер прикреплял мертвых гусениц к ветвям кустарника, ориентируя их либо нормально, либо светлой стороной вверх, так что эффект обратной светотени пропадал. Птицы находили и поедали значительно больше неправильно расположенных гусениц по сравнению с ориентированными нормально. Если же обратную светотень уничтожали, раскрашивая гусениц равномерно, ориентация уже не имела значения. Значит, существенным моментом было именно наличие самой светотени, а не ориентация гусеницы. Таким образом, де Рюйтер, пользуясь экспериментальным методом, пошел значительно дальше кабинетных рассуждений.

Метод внутривидовой корреляции

Метод внутривидовой корреляции сходен с экспериментальным в том отношении, что здесь тоже изучаются последствия различий в поведении. Однако тут, вместо того чтобы искусственно создавать независимые переменные, используют природную изменчивость. В сущности, это корреляционный метод на внутривидовом уровне, опирающийся на «природные эксперименты».

Пэттерсон (Patterson, 1965) использовал такой метод при исследовании адаптивного значения синхронности гнездования в колониях обыкновенных чаек. Большая часть пар гнездится внутри колонии и откладывает яйца одновременно, создавая тем самым пик этой активности. Чайки, гнездящиеся вне колонии или на ее границах, размножаются хуже, если судить по проценту вылупляющихся птенцов, чем птицы, гнездящиеся внутри ее. Птицы, откладывающие яйца до или после временно́го пика откладки яиц, также размножаются хуже. Эти различия связаны, видимо, с тем, что яйца, отложенные вне колонии или вне пика размножения, более доступны для хищников. Таким образом, Пэттерсон, связывая естественные вариации в поведении (во времени и месте гнездования) с успехом в размножении, смог показать, какую функцию выполняет данная видоспецифическая особенность поведения.

Метод адаптивной корреляции

Этот метод состоит в том, что здесь тоже пытаются найти связь между естественными вариациями поведения и каким-либо фактором, с которым предположительно связано выживание или размно-

жение, но материал для анализа дает в этом случае не внутривидовая изменчивость, а вариации поведения у разных видов. Таким образом, делается попытка найти экологические корреляты различий в видоспецифических формах поведения в надежде, что это позволит сделать выводы относительно адаптивного значения этих форм.

Классический пример использования такого метода — изучение поведения моёвок, проведенное Каллен (Cullen, 1957). В то время как большинство других чаек гнездится в песчаных дюнах, на болотах или в иных относительно плоских местах, моевки гнездятся на узких уступах обрывистых скал. С помощью метода адаптивной корреляции Каллен пыталась найти поведенческие корреляты этого нетипичного расположения гнезд. Она обнаружила, что поведение моевок отличается от поведения чаек, гнездящихся на земле, более чем по 30 признакам. Если гнездящиеся на земле чайки уносят экскременты и скорлупу яиц далеко от гнезда, то моевки этого не делают. В отличие от птенцов других чаек у моевок птенцы не убегают при нападении. У чаек, живущих на земле, гнезда примитивны, тогда как у моевок они достаточно сложны; для их постройки используется глина, а также гнездовой материал, украденный у соседей. Птенцы моевки менее подвижны, а индивидуальное узнавание птенцов родителями развивается медленнее. Все эти адаптации репродуктивного поведения можно рассматривать в связи с гнездованием на уступах скал — либо в связи с защищенностью места от хищников, либо в связи с опасной высотой, теснотой на уступе и малым числом мест для устройства гнезд.

Хотя найденные Каллен корреляты гнездовых привычек этих птиц выглядят убедительными, все же эти корреляции установлены post hoc. Красота метода адаптивной корреляции состоит в том, что обнаруженные соотношения можно рассматривать как гипотетические и для их проверки исследовать другой, раньше не изучавшийся вид. Например, если особенности поведения моевок, исследованные Каллен, действительно связаны с гнездованием на обрывах, то у птиц других видов, тоже гнездящихся на уступах скал, в результате конвергентной эволюции должны были выработаться сходные адаптации.

Хейлмен (Hailman, 1965) исследовал поведение вилохвостых чаек, гнездящихся на уступах скал Галапагосских островов. По условиям обитания этот вид занимает промежуточное положение между моевками и чайками, гнездящимися на земле. Хейлмен обнаружил у этих птиц много особенностей, свойственных также и моевкам, однако в целом они и по поведению занимают промежуточное положение между моевками и другими видами чаек. У вилохвостых чаек было найдено 11 поведенческих признаков, общих с моевками, и 6 сходных с признаками чаек, гнездящихся на земле, а один признак имел промежуточный характер и опреде-

лялся теснотой местообитания, угрожающей целости яиц, и опасностью падения из гнезда. Нелсон (Nelson, 1967) исследовал репродуктивное поведение живущих на обрывах олуш и нашел, что, хотя они и находятся лишь в отдаленном родстве с моевками, в поведении тех и других есть много общих черт.

Как и при изучении эволюции поведения, метод адаптивной корреляции можно применять как на филетическом, так и на видовом уровне (см. King, 1963, 1970, а также гл. 13).

Генетический анализ

Логическое обоснование методов генетики поведения было дано в главе 7. Здесь используется прием диаллельного скрещивания. Взглянув на табл. 7.3, мы вспомним, что при диаллельном скрещивании исследуют все возможные гибридные комбинации трех и более инбредных линий. При этом возможно получение результатов троякого рода. Величина признаков у F_1 может быть близка к средней соответствующих величин родительских линий (промежуточное наследование); может также проявиться направленное доминирование, частичное или полное, и наконец, как это было в табл. 7.3, все величины для F_1 могут лежать вне зоны, ограниченной средними родительскими величинами, что называют сверхдоминированием (гетерозис, гибридная сила). Если наблюдается направленное доминирование или сверхдоминирование, то возможно, что изучаемый признак затрагивает приспособленность. Более того, для животных, видимо, выгодно иметь признак, отклоняющийся от средней родительской величины в том направлении, в каком он сдвинут у F_1. Например, на основании данных табл. 7.3 можно сделать вывод, что для лабораторных крыс полезно иметь низкую частоту садок.

Фальконер (Falconer, 1960) и Бруэлл (Bruell, 1964, 1967) сформулировали теорию, позволяющую использовать данные диаллельного скрещивания для суждения об адаптивности признака. Естественный отбор в популяциях изменяет характеристики генного фонда, связанного с адаптивными признаками. Отбор на крайние величины признака создает асимметрию генного фонда, причем обнаруживается корреляция между доминантностью или рецессивностью гена и усилением или ослаблением соответствующего признака. В результате инбридинга признак ухудшается (инбредная депрессия). Направленное доминирование (или сверхдоминирование) — это феномен, противоположный инбредной депрессии (т. е. проявление гибридной силы). Таким образом, если в диаллельном скрещивании признак обнаруживает направленное доминирование, то мы можем заключить, что в изучаемой популяции генный фонд, связанный с исследуемой формой поведения, асимметричен и что это поведение, вероятно, влияет на приспособленность.

Пример использования диаллельных скрещиваний мы находим в работе Хендерсона (Henderson, 1970a, b). С помощью этого ме-

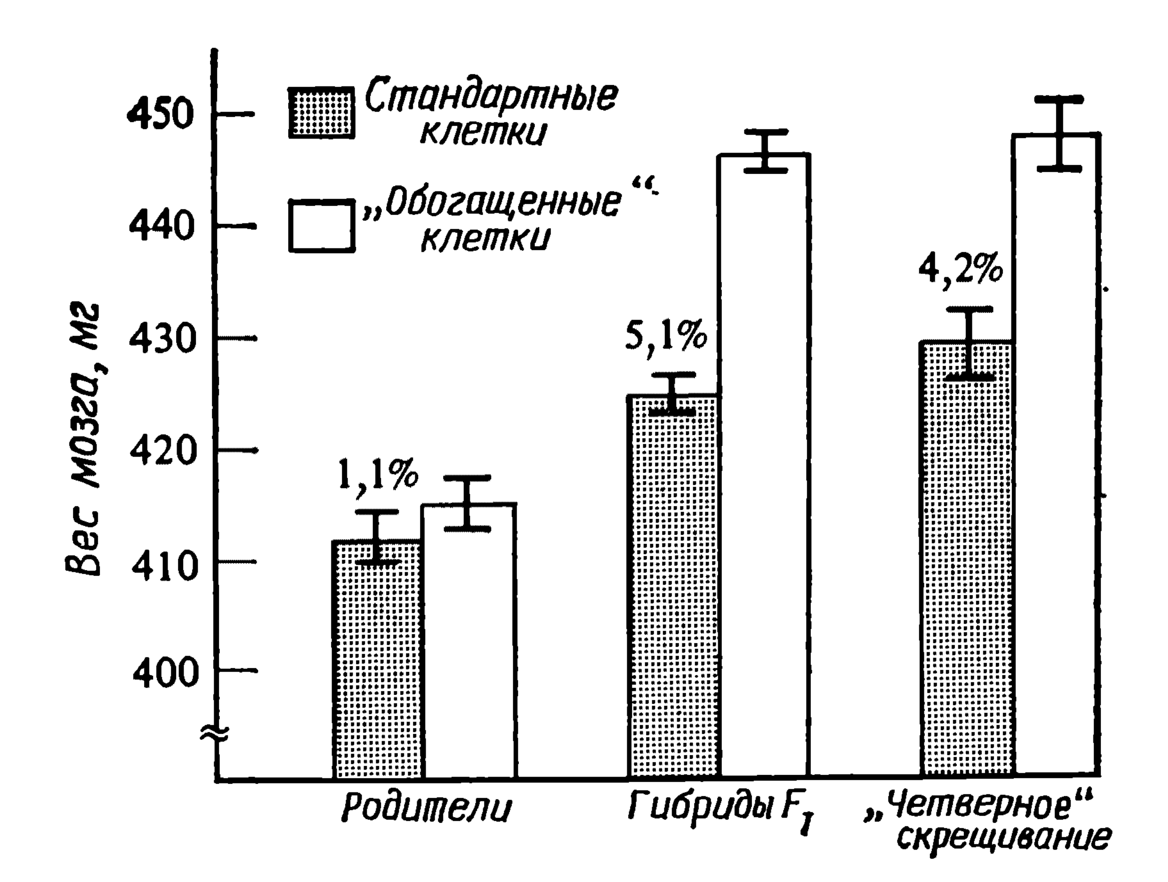


Рис. 14.1. Средние величины веса мозга у мышей шести инбредных линий, их гибридов F_1 и гибридов от «четверного» скрещивания при выращивании животных в стандартных лабораторных клетках и в «обогащенной» среде. (Henderson, 1970b.)
Указана стандартная ошибка средней. И вес мозга, и реакция на обогащение среды у генетически разнородных мышей больше, чем у инбредных.

тода он изучал влияние обогащенной среды на вес мозга и на решение задачи, в которой нужно было добраться до пищи. После отъема от матери мыши инбредных линий и потомки F_1 воспитывались либо в стандартных лабораторных условиях, либо в обогащеной среде, в которой было много разнообразных мелких объектов, а также предметы, по которым можно было лазать для обследования пространства. Как видно из рис. 14.1, мозг у мышей F_1 был тяжелее, чем у мышей из инбредных линий. Из этого можно заключить, что животным выгодно иметь более тяжелый мозг. Далее, при обогащении среды вес мозга у мышей F_1 возрастает больше, чем у инбредных животных. Таким образом, подобная реакция, видимо, адаптивна. Генетически неоднородное потомство, полученное при «четверном» скрещивании, обнаруживает такой же характер наследования этих признаков и так же реагирует на обогащение среды, как F_1.

В задаче на доставание пищи от мышей требовалось забраться по стенке и пройти по натянутой веревке кружным путем к маленькой платформе, где находилась пища. Гибриды F_1 и мыши, выросшие в обогащенной среде, добирались до пищи быстрее, чем инбредные мыши и животные, выросшие в стандартных условиях. Так же как и в опыте с определением веса мозга, у мышей F_1 обогащенная среда вызывала большее улучшение признака, чем у инбредных животных. По-видимому, умение использовать при поиске пищи окольные пути для мышей адаптивно. Хотя эти результаты не кажутся ошеломляющими, они повышают доверие к генетическому методу оценки адаптивности поведения.

ИССЛЕДОВАНИЕ АДАПТИВНЫХ ФУНКЦИЙ ПОВЕДЕНИЯ

С помощью описанных выше методов было изучено адаптивное значение многих поведенческих актов. Мы рассмотрим ряд исследований, касающихся некоторых категорий поведения.

Половое поведение

При исследовании адаптивного значения действий, входящих в комплекс полового поведения, применялись все четыре основных метода.

Метод адаптивной корреляции. Использовав метод адаптивной корреляции на филетическом уровне, Юэр (Ewer, 1968) высказала гипотезу относительно адаптивной роли особенностей копуляции. Она отметила, что у разных видов длительность копуляции весьма различна (меньше секунды у многих грызунов и несколько часов у некоторых сумчатых и хищных). Юэр предположила, что малая длительность копуляции могла быть результатом давления двух факторов отбора — угрозы нападения хищника и анатомических особенностей. Поскольку во время спаривания животные, вероятно, больше подвержены опасности со стороны хищников, весьма правдоподобно, что у видов, для которых существует такая опасность, копуляция будет короткой. В целом это, видимо, так и есть. Анатомические особенности пениса тоже, очевидно, связаны с различиями в длительности копуляции (Ewer, 1968). Используя филетический подход, Хедингер (Hedinger, 1965) сравнил длительность спаривания у копытных, которым угрожают хищники, и у крупных хищных, у которых врагов значительно меньше. Как и следовало ожидать, длительность копуляции у хищных оказалась значительно больше, чем у копытных, обитающих на равнинах, например у антилоп.

Суммируя данные о копуляции у 31 вида мышевидных грызунов, Дьюсбери (Dewsbury, 1975c) использовал метод адаптивной корреляции на видовом уровне. Особенности копуляции зверьков каждого вида классифицировались по схеме, представленной в табл. 5.3. Экологические корреляции согласовались с гипотезой Юэр и Хедингера. Те виды, у которых при копуляции происходит склещивание (механическое сцепление между пенисом и влагалищем), имеют относительно безопасные гнезда, тогда как те виды, у которых эякуляция происходит при однократном кратковременном введении пениса, обычно обитают в более открытых местах.

Метод адаптивной корреляции был также использован для проверки гипотезы о связи между величиной головки пениса и особенностями копуляции у грызунов, имеющих пенис с одной костью. На основе анализа данных о 10 видах было высказано предположение, что у видов со склещиванием или с множественными толчками при копуляции головка пениса значительно крупнее, чем у тех видов, у которых этих явлений не бывает. После этого было изучено еще 10 видов, и полученные результаты согласовались с выдвинутой гипотезой. Сбор данных для проверки этой гипотезы продолжается. Важное преимущество метода адаптивной корреляции состоит именно в том, что он позволяет проверять наличие предполагаемых зависимостей.

Генетический анализ. Фалкер (Fulker, 1966), изучая признак частоты спаривания у самцов *Drosophila melanogaster* (число успешных копуляций за 12-часовой период), использовал диаллельное скрещивание. Как показывают другие данные (см., например, Parsons, 1974), частота спаривания — важный компонент приспособленности. И действительно, оказалось, что этот признак обнаруживает значительное направленное доминирование и даже некоторое сверхдоминирование.

Диаллельные скрещивания крыс четырех лабораторных линий выявили значительное сверхдоминирование двух показателей копуляционного поведения — числа садок и числа интромиссий, предшествующих эякуляции (см. табл. 7.3). Показатель латентности обнаружил направленное доминирование (Dewsbury, 1975a). Эти данные позволяют предполагать, что для крыс выгодно, чтобы спаривание совершалось быстро и у самцов происходила эякуляция после относительно малого числа садок и интромиссий.

Вейл и Рэй (Vale, Ray, 1972) провели диаллельный анализ копуляционного поведения самцов домовой мыши. Хотя они и обнаружили тенденцию к направленному доминированию быстрого спаривания, из-за некоторых осложняющих моментов авторы предостерегают от упрощенного объяснения этих данных. Мак-Гилл и его сотрудники сравнивали особенности копуляции у потомков F_1 от скрещивания мышей из разных пар инбредных линий (McGill, Blight, 1963a; McGill, Ransom, 1968; McGill, 1970b). Они подчеркивают, что при скрещивании разных линий и выборе разных характеристик копуляции можно обнаружить разный характер наследования.

У диких мышей эякуляция происходит после меньшего числа садок и интромиссий, нежели у мышей инбредных линий (Estep et al., 1975).

Некоторые гибридные мыши после кастрации дольше сохраняют способность к спариванию, чем инбредные животные (McGill, Blight, 1963b, McGill, 1969; McGill, Manning, 1976). Означает ли это, что в природных условиях для кастрированных самцов полезно дольше сохранять способность к популяции? Разумеется, нет! Более вероятно, что это вторичный эффект, связанный с каким-то механизмом, действительно создающим селективное преимущество. Сохранение способности к спариванию после кастрации, возможно, каким-то образом связано с тенденцией к сохранению или нарушению сезонности размножения или к жизни в сообществе (см. Hart, 1974).

При скрещивании двух линий морских свинок были обнаружены разные типы наследования особенностей копуляции, в ряде случаев со значительным направленным доминированием (Jakway, 1959; Goy, Jakway, 1959, 1962).

Экспериментальный метод. Адаптивная роль разных элементов копуляционного поведения исследовалась в ряде лабораторных

экспериментов. Эти эксперименты важны для понимания взаимодействий между самцом и самкой и их значения для успешного размножения, хотя распространять сделанные выводы на полевые условия следует с большой осторожностью. Из главы 5 мы уже знаем, что для многих грызунов характерна копуляция с множественными интромиссиями и эякуляциями. Эякуляция происходит только после нескольких интромиссий (введений пениса во влагалище). Половому насыщению предшествует несколько таких «эякуляторных серий». Рассмотрим адаптивное значение множественных интромиссий, предшествующих эякуляции, и повторных эякуляций.

Как уже говорилось в главе 12 (табл. 12.2), у грызунов эстральные циклы двух основных типов завершаются только после копуляции. У некоторых видов выход яйцеклетки происходит лишь в результате спаривания, а у других только после спаривания начинается фаза желтого тела (подготовка эндометрия к имплантации оплодотворенного яйца). У лабораторных крыс, домовых мышей и хомячков цикл относится ко второму типу. У крыс серия интромиссий перед эякуляцией запускает нейроэндокринные рефлексы, обеспечивающие переход к фазе желтого тела. Если эякуляции предшествует слишком малое число интромиссий, у самки может не наступить беременности: могут не включиться нейроэндокринные рефлексы или же будет затруднено передвижение спермы (Wilson, Adler, LeBoeuf, 1965; Adler, 1969; Chester, Zucker, 1970). В отличие от этого у домовой мыши для наступления беременности повторные интромиссии перед эякуляцией, по-видимому, не нужны — достаточно, чтобы произошла сама эякуляция (Land, McGill, 1967; McGill, 1970a). У золотистых хомячков для высокой вероятности наступления беременности необходимо от 4 до 7 полных эякуляторных серий (Diamond, Janagimachi, 1968; Lanier et al., 1975).

Очевидно, что у разных видов животных потребность самок в стимуляции не одинакова. По-видимому, она даже может быть различной в разных условиях (Davis et al., 1977). Было высказано предположение, что у самок разных грызунов эта потребность согласована с половым поведением самцов данного вида (Dewsbury, 1977): у видов с большой копулятивной активностью самцов порог реактивности самок выше, а у видов с менее активными самцами — ниже. Это предположение — результат использования экспериментальных данных в сочетании с методом адаптивной корреляции; оно, как всякая другая корреляция, нуждается в дополнительной проверке.

После того как произошла эякуляция, самка крысы должна некоторое время находиться в покое; если следующая интромиссия происходит слишком скоро, это часто затрудняет перенос спермы (Adler, Zoloth, 1970). Таким образом, постэякуляторный рефрактерный период у самцов, видимо, способствует наступлению бере-

менности. Возможно, что при высоких плотностях популяции, когда с одной самкой последовательно спаривается много самцов, несоблюдение таких периодов покоя играет определенную роль в нарушении процессов размножения.

Внутривидовые корреляции. При исследовании копуляционного поведения метод внутривидовых корреляций используется реже других методов. В ряде случаев его применяли в сочетании с экспериментальным подходом. Естественная изменчивость поведения иногда коррелирует с вероятностью наступления беременности. Например, Эстеп (Estep, 1975) нашел, что у самок черной крысы шансы на беременность больше, если у самцов эякуляция происходит после большего числа интромиссий. Это соотношение выявилось в связи с естественными различиями, а не в результате экспериментальных воздействий. Такое же соотношение было обнаружено у кактусового хомячка (Dewsbury, Etsep, 1975) и у скорпионового хомячка (Lanier, Dewsbury, 1977).

Взаимоотношения хищника и жертвы

Взаимодействия хищника и жертвы имеют решающее значение для выживания: хищнику нужно обеспечить себе пищу, а жертве — уберечься от хищника. Таким образом, это идеальный случай для исследования адаптивного значения поведенческих признаков, ибо успех или поражение здесь непосредственно связаны с приспособленностью.

Взаимодействия хищных птиц и мышей. Хищные птицы хорошо приспособлены к охоте. У многих видов острота зрения выше, чем у большинства млекопитающих (см., например, Fox et al., 1976). Кониси (Konishi, 1973) отмечает удивительную способность воспринимать слабые звуки, определять локализацию их источника и соответственно корректировать направление своего полета. У хищных птиц, по-видимому, формируется определенный *образ искомого*: они начинают избирательно реагировать на тот вид добычи, который им в последнее время часто встречался (L. Tinbergen, 1960; Alcock, 1973). Если какая-то добыча встречается редко, хищники уничтожают ее в меньшем числе, чем можно было бы ожидать, — видимо, потому, что у них не образовалось того «образа», который формируется при большей численности добычи. Это вроде того, как если бы вы, чувствуя голод, искали бананы и проходили мимо вполне подходящего апельсина.

В ответ на давление отбора со стороны хищников у мышей сформировалось множество адаптаций, служащих для их избегания. Ряд исследователей определял различия в частоте нападения ястребов и сов на мышей, имеющих разные признаки (в условиях вольеры). Хорошо заметные белые мыши уничтожались хищниками чаще, чем животные с естественной бурой окраской агути

(Kaufman D., 1974a). Уровень активности мышей также имеет значение. Моррисон и Гликмен нашли, что мыши, которые более активны в тесте «открытого поля», имеют больше шансов быть пойманными совой, чем мыши с низкими показателями в этом тесте. Таким же образом влияли повреждения мозга, вызывавшие усиление активности в новой обстановке (Glickman, 1971). Кауфман (Kaufman, 1974b) довел различия по параметру активности до предела: он сравнивал нападение хищников на живых и мертвых мышей. Живые мышы, будучи более заметными, с большей вероятностью становились жертвой совы. Метцгар (Metzgar, 1967) варьировал время пребывания мыши в вольере перед началом испытания. Он нашел, что мыши, давно живущие в вольере, попадаются сове реже, чем «временные жильцы», и сделал вывод, что постоянное обитание на ограниченной территории может обеспечивать животному селективное преимущество в избегании хищников.

Как это ни удивительно, совы меньше нападали на лабораторных крыс по сравнению с дикими пасюками (Spiegel et al., 1974).

Мюллер (Mueller, 1975) исследовал, как влияет на реакцию ястреба непривычный вид добычи. Он 10 раз подряд давал ястребам мышей одной и той же масти, а затем предоставлял им выбор между добычей той же и какой-нибудь иной масти. Обычно ястребы выбирали «непохожую» мышь. Мюллер предполагает, что в природных условиях добыча необычного вида может быть неприспособленной. Для хищника выгодно выбирать неприспособленных особей. Это дает возможность животным с высоким репродуктивным потенциалом жить, размножаться и создавать для хищника и его потомков все большие пищевые ресурсы.

Взаимодействие летучих мышей и ночных бабочек. Используя систему эхолокации, летучие мыши чрезвычайно успешно отыскивают мелких насекомых (Griffin, 1958; Griffin et al., 1960; см. также гл. 10). В ответ на давление отбора со стороны летучих мышей у насекомых выработались собственные стратегии (см., например, Roeder, Treat, 1961; Roeder, 1970). Как было показано в полевых исследованиях Рёдера и Трита, слуховая система ночных бабочек очень чувствительна к эхолокационным сигналам летучих мышей. Услышав поблизости такие сигналы, бабочки осуществляют «нырок», при котором они движутся беспорядочно и непредсказуемо— видимо, для того, чтобы избежать нападения. С помощью метода внутривидовой корреляции Рёдер и Трит удостоверились, что такое поведение действительно дает бабочкам селективное преимущество. Они отмечают, что бабочки не всегда реагируют таким образом на присутствие летучих мышей. Было проведено 402 наблюдения, в которых регистрировали наличие или отсутствие реакции избегания, а также конечный результат — поймала мышь данную бабочку или нет. Оказалось, что селективная ценность реакции составляла 40%: на каждые 100 выживших реагировавших бабочек выживало лишь 60 нереагировавших.

Размножение у береговых птиц. Уязвимость яиц и птенцов береговых птиц, а также относительная легкость нахождения их колоний и наблюдения над ними послужили стимулом для осуществления ряда исследований, касавшихся роли различных форм поведения в защите от хищников. Специфические адаптации к гнездованию на уступах скал уже обсуждались выше.

Ранее мы рассматривали также работу Пэттерсона (Patterson, 1965), изучавшего пространственное распределение гнезд и время гнездования у чаек с использованием метода внутривидовой корреляции. Тинберген, Импековен и Франк (Tinbergen, Impekoven, Frank, 1967) в своих экспериментах исследовали роль плотности расположения яиц в защите их от нападения черных ворон. Куриные яйца с искусственно созданной покровительственной окраской располагали группами разной плотности, а для привлечения ворон в каждую группу добавляли неокрашенное яйцо. Хотя на поиски «рассеянных» яиц вороны затрачивали больше времени, в плотных группах процент уничтожения был значительно выше. Таким образом, для птиц, очевидно, выгоднее гнездиться в некотором отдалении друг от друга.

Классический пример эксперимента в полевых условиях — это исследования Тинбергена и его сотрудников, касавшиеся удаления яичной скорлупы чайками (Tinbergen, Broekhuysen et al., 1963; Tinbergen, Kruuk et al., 1962; Tinbergen, 1963b). Подобно многим другим птицам, обыкновенные чайки вскоре после вылупления птенцов выкидывают из гнезд скорлупки яиц. Адаптивное значение этого простого и короткого акта состоит, видимо, в том, что гнездо при этом становится менее заметным и менее подверженным нападению.

Чтобы выяснить, в какой мере скорлупа привлекает хищников, в одной долинке между дюнами были разложены замаскированные яйца. Половина этих яиц служила контролем, а около каждого из остальных яиц на расстоянии 10 см положили пустые скорлупки. Черные вороны и серебристые чайки расклевали 65% яиц, лежавших рядом со скорлупой, и только 22% яиц, лежавших отдельно. В последующих опытах было показано, что, чем дальше от яйца лежала скорлупа, тем меньше был риск нападения на него.

Далее для изучения факторов, определяющих реакцию удаления скорлупы, Тинберген и его сотрудники использовали модели. Они установили, что птицы с большей готовностью уносят предметы или белые, или окрашенные в цвет хаки, т. е. сходные по цвету с нормальными яйцами чаек. Имеет значение и форма предмета: по-видимому, наличие острого края — главный признак, от которого зависит, унесет птица скорлупу или нет.

Стайность рыб. Различные исследователи по-разному объясняли тенденцию рыб держаться косяками — они указывали на та-

кие моменты, как облегчение репродуктивного поведения, физиологические преимущества и защита от хищников (Shaw, 1970). При стайности уменьшение угрозы нападения хищников могло бы определяться разными причинами. Согласно одной из гипотез, форма стаи имитирует очертания огромной рыбы и таким образом отпугивает хищника. Согласно другому предположению, сбор рыб в стаю можно представить себе как поиск укрытия в открытом месте (Williams, 1966; Hamilton, 1971). Рыбы, находящиеся вне косяка, часто становятся жертвами хищников, в присутствии которых косяк обычно уплотняется (Hobson, 1975). Наконец, многочисленность рыб в стае могла бы просто приводить хищника в замешательство.

Для изучения связи между стайностью и защитой от хищников Зегерс (Seghers, 1974) использовал внутривидовой вариант метода адаптивной корреляции. Он изучал на острове Тринидад пять популяций гуппи, подвергавшихся разному давлению отбора со стороны хищников. Он обнаружил, что гуппи из областей с меньшим давлением такого отбора реже собирались в косяки, чем те, которые испытывали сильное давление. Выращивая рыбок в лаборатории, Зегерс смог показать, что у гуппи, первоначально взятых из разных популяций, имеется генетический компонент, определяющий их различную стайную тенденцию.

Хобсон (Hobson, 1975) сделал превосходный обзор различных типов взаимодействий между хищниками и их жертвами у рыб коралловых рифов. Различные виды этих рыб адаптировались к поеданию мельчайших ракообразных, чистке других животных, нападению из засады, стайности и многим другим способам как хищничества, так и защиты от него.

Мимикрия. Мы рассматривали мимикрию в главах 4 и 13. И бейтсовская, и мюллеровская мимикрия — важные способы защиты от хищников (Brower, 1969; Kettlewell, 1965). Интересная форма мимикрии была найдена Ллойдом у светляков *Photuris*. Самки некоторых видов *Photuris* охотятся на светляков нескольких других родов. В процессе ухаживания самец летает, подавая вспышки в характерной видоспецифической последовательности до тех пор, пока не заметит видоспецифической реакции самки (см. рис. 5.2). Тогда самец летит к сидящей самке и спаривается с нею. «Роковые женщины» из рода *Photuris* могут имитировать картину вспышек, свойственных самкам ряда других видов. Таким образом они привлекают «чужих» самцов подобно самкам тех видов, к которым принадлежат эти самцы. Однако самки *Photuris* не спариваются со своими «поклонниками», а нападают на них. Опыты в полевых условиях позволили Ллойду продемонстрировать гибкость реакции этих самок. Отыскав самку, он имитировал перед ней световые сигналы самцов нескольких видов последовательно. Хищница-имитатор оказалась способной к быстрой перестройке и в ответ на все сигналы реагировала «правильно». Такая гибкость позво-

ляет предполагать, что возможности нервной системы светляков значительно шире, чем это думали до сих пор.

Другие примеры. Рассмотрим еще три случая взаимодействия хищника и жертвы. Один из способов избегания хищников — это такие суточные ритмы активности, когда животное прячется в период наибольшего риска нападения и действует активно, когда этот риск минимален. Локкард (Lockard, 1975) исследовал в полевых условиях характер активности кенгуровых крыс. Он соорудил «искусственную луну», освещаемую кварцевыми иодидными лампами, и регистрировал число появлений диких кенгуровых крыс в зависимости от уровня освещенности. Оказалось, что характер активности этих животных определяется, по-видимому, уровнем ночной освещенности, а не внутренними часами.

Хищники научаются избегать добычу определенного типа. Хугленд и др. (Hoogland et al., 1957) установили, что щуки и окуни начинают избегать колюшек после нескольких случаев знакомства с их иглами. Склонность колюшек к устройству гнезд на открытом месте и их смелый брачный наряд, по-видимому, связаны с наличием у них приспособления, вырабатывающего у хищников отрицательную условную реакцию.

Как уже говорилось, важно, чтобы хищники не уничтожали добычу попусту, поскольку это их главный пищевой ресурс. Можно даже усмотреть у хищников адаптацию для «разведения» добычи. Так, у «благоразумных» хищников (Wilson, 1975) существуют адаптации, которые, видимо, обеспечивают изъятие неприспособленных животных (отметим, что их и легче всего поймать), а избыточное уничтожение добычи сведено к минимуму — оно, правда, случается, но редко (Kruuk, 1972).

Исследовательское поведение

Гликмен и Сроджес (Glickman, Sroges, 1966) с помощью метода адаптивной корреляции на филетическом уровне изучали в зоопарке Линкольн-Парка обследование новых предметов различными позвоночными (см. рис. 4.3). Сравнение в пределах одного отряда показало, что обследование предметов в условиях неволи связано с образом жизни в природном местообитании. Виды, добывающие пищу сложным способом и мало подверженные нападению хищников, по-видимому, более склонны к обследованию предметов, чем строго растительноядные виды, для которых риск нападения хищника велик. Рассел и Пирс (Russel, Pearce, 1971) проверили существование такой корреляции на группе австралийских сумчатых, у которых разные способы добывания пищи эволюционировали независимо от эволюции плацентарных млекопитающих. В соответствии с данными и предсказаниями Гликмена и Сроджеса оказалось, что более плотоядные *Dasyuroides* обсле-

дуют предметы интенсивнее, чем те сумчатые, которые питаются главным образом растительностью и насекомыми.

Исследовательская локомоция — излюбленный объект работ по генетике поведения. К сожалению, ее труднее связать с поведением в естественных условиях, чем половое поведение или взаимодействие хищника и жертвы (см. Bruell, 1967). Разумнее всего предположить, что в природных условиях наиболее выгодны средние уровни исследовательской активности. Чересчур склонные к исследованию животные будут больше подвержены нападению хищников (например, хищных птиц, о чем уже говорилось выше). Животные с низкой исследовательской активностью не смогут полностью использовать ресурсы окружающей среды. Результаты диаллельного анализа уровня активности в «открытом поле» в целом согласуются с таким предположением. При исследовании инбредных мышей (Henderson, 1967) и линий, подвергавшихся отбору [мышей (Halcomb et al., 1975) и крыс (Broadhurst, 1960)], был обнаружен промежуточный характер наследования этого признака. Значительное направленное доминирование высоких уровней локомоторной исследовательской активности в лабиринте (Bruell, 1964) не согласуется с приведенными выше соображениями.

При исследовании активности в «открытом поле» у 12 видов мышевидных грызунов (Wilson, Vacek et al., 1976) был использован метод адаптивной корреляции на видовом уровне. В соответствии с общей тенденцией наземных полевых видов к уменьшению риска при поиске пищи (Baker, 1971) их уровень активности оказался ниже, чем у полудревесных видов или обитателей пустыни. Относительная частота некоторых специфических актов поведения также обнаруживала связь с экологическими особенностями. Грызуны, живущие в пустыне, чаще поднимались на задние лапы — по-видимому, потому, что в пустыне это увеличивает обзор, тогда как в густой траве такой прием неэффективен. Полудревесные формы больше прыгали, обследовали пространство и лазали, а обитатели полей обнаруживали наибольшую частоту дефекации, чаще застывали и умывались; обитатели пустыни больше грызли и царапали аппарат. Подобные корреляции между экологическими особенностями и поведением в лабораторных тестах нужно было бы исследовать и у других видов или групп видов.

Сон

Аллисон и Ван-Твайвер (Allison, Van Twyver, 1970) исследовали адаптивное значение сна с помощью метода адаптивной корреляции на филетическом уровне. Они смогли разделить изученные виды на две группы: одни («good sleepers») спят в течение каждых суток относительно долго, и у них отмечаются значительные периоды парадоксального сна (см. рис. 4.2); у других («poor sleepers») и сон в целом, и парадоксальный сон занимают мень-

ше времени. К первым, как правило, относятся хищники, которым мало кто угрожает, и животные, служащие добычей, но имеющие для сна безопасные убежища; ко вторым — те, которые служат добычей и не имеют надежных убежищ. У морских свинок, кроликов и большинства копытных сон обычно короче, чем у макаков, кошек и сусликов.

Относительно адаптивного значения сна высказывалось много теоретических соображений. Принято считать — исходя из теории и повседневного опыта, — что сон в первую очередь способствует восстановлению функций. Активность в течение дня утомляет организм, и для пополнения ресурсов и отдыха необходим период покоя. Хотя это представление кажется разумным, оно мало чем подтверждено. В связи с этим современные теоретики предпочитают рассматривать сон как «адаптивное нереагирование» (Webb, 1974a, 1974b; Meddis, 1975): полагают, что животному выгодно какую-то часть суток быть неактивным. В эволюции сон мог возникнуть как состояние, надежно обеспечивающее такую неактивность. В соответствии с этим приуроченность сна к определенному времени суток, перерывы в нем и общую длительность сна у данного вида животных можно рассматривать как адаптацию, подавляющую активность в периоды наименьшей доступности пищи и максимальной опасности со стороны хищников. То, что в раннем возрасте незрелорождающиеся животные очень много спят (см. рис. 8.1), можно считать приспособлением, направленным на то, чтобы беспомощные детеныши оставались неактивными. Согласно другому взгляду, который ближе к традиционному, сон снижает ежедневные метаболические затраты, навязывая организму отдых (Zepelin, Rechtschaffen, 1974). Парадоксальный сон, по-видимому, выполняет функцию «часового», периодически пробуждая животное и помогая таким образом замечать возможные источники опасности (Snyder, 1966; Drew, Batt, 1972).

Фридман (Friedmann, 1974) исследовал сон мышей различных инбредных линий методом диаллельных скрещиваний и нашел, что такие показатели, как доля парадоксального сна, число длинных и коротких периодов сна и общая доля суток, занятая сном, обнаруживают сверхдоминирование. Эти результаты были интерпретированы как указание на то, что в природных условиях мышам выгодно иметь значительную общую длительность сна, наименьшее число перерывов, относительно равномерное распределение на протяжении суток и малую долю парадоксального сна.

ПОДДЕРЖАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

Очевидно, что внутри популяции существуют генетические различия. Интересно знать, в чем состоит значение этих различий. Если какой-то определенный фенотип особенно хорошо приспособлен к условиям данной среды, то почему же все особи популя-

ции не обладают генотипом, который соответствовал бы такому максимально адаптированному фенотипу?

Исследование генетической изменчивости получило существенный стимул в 60-е и 70-е годы благодаря использованию электрофореза в крахмальном геле для оценки степени гетерозиготности популяции. С помощью электрофореза, в сущности, оценивают изменчивость по аллелям, определяющим структуру белков крови. Виды и группы видов значительно различаются между собой, но оценка гетерозиготности популяции обычно дает более высокие величины, чем это ожидалось на основе классической теории. Выборка из популяций беспозвоночных, в том числе таких, как сухопутные улитки, дрозофила, сверчки и мечехвосты, имеет гетерозиготность порядка 15%, тогда как в выборках позвоночных, включая рыб, ящериц, грызунов и людей, она в среднем составила 6% (Selander, Kaufman, 1973). Популяции одного и того же вида могут различаться по степени гетерозиготности (Selander et al., 1971). Генофонд северных морских слонов очень мало изменчив, видимо, вследствие массового истребления этих животных в прошлом веке. Однотипная гомозиготность их заставляет предполагать, что у них нет достаточного резерва изменчивости, который мог бы в будущем помочь им адаптироваться к изменяющимся условиям (Bonnell, Selander, 1974).

Одно из объяснений огромного генетического разнообразия большинства популяций состоит в том, что это разнообразие отражает процесс закрепления или элиминации некоторых «временных» генов. Однако более вероятно, что в популяции существует один или несколько процессов, активно поддерживающих генетическую изменчивость. Сам процесс полового размножения действует в этом направлении (см. гл. 5). Уилсон (Wilson, 1975) дает перечень возможных механизмов, действие которых направлено на поддержание генетического разнообразия. Некоторые из них будут рассмотрены ниже.

1. Частотно-зависимый отбор

Иногда оказывается, что действие отбора направлено однозначно не на определенные фенотипы, а зависит от их относительной частоты в популяции. Если отбор благоприятствует более редкой из двух альтернативных форм, в популяции частота соответствующих аллелей стабилизируется на каком-то промежуточном уровне. Такой отбор может быть обусловлен наличием «образа искомого» у хищников. Если для какого-то хищника добычей служит достаточно изменчивый вид, то преимущество будут иметь те формы, которые встречаются сравнительно редко, так как «образ искомого» у хищника будет определяться более распространенной формой. У дрозофилы был продемонстрирован половой отбор, зависимый от частоты (см., например, Ehrman, 1970, 1972; Tardif,

Murnik, 1975). Самки предпочитают спариваться с самцами более редкого, а не более распространенного типа, что дает «самцам редкого типа» преимущество.

2. Пространственно-гетерогенная среда с миграцией

Если в среде имеется пространственная неоднородность, то разные формы могут быть особенно хорошо приспособленными к разным ее участкам. Миграция особей будет приводить к распространению генов по всей области, где живет данная популяция.

3. Дизруптивный отбор

Если отбор действует против промежуточных фенотипов, благоприятствуя любому из крайних фенотипов, генетическая изменчивость популяции будет расти.

4. Циклический отбор

Если какие-то особенности поведения адаптивны в одних условиях и менее адаптивны в других, то может возникнуть регулярная цикличность. Например, у полевок в связи с циклическими изменениями плотности популяции, по-видимому, соответственно изменяется отбор на агрессивность и на склонность к миграции (Krebs et al., 1973; Myers, Krebs, 1974).

5. Преимущество гетерозиготности

Если у гетерозиготных особей приспособленность выше, чем у гомозиготных, в популяции возникнет тенденция к поддержанию генетической изменчивости. Мы уже приводили ряд примеров преимущества гетерозигот, проявляющегося в сверхдоминировании (гибридной силе) при диаллельном скрещивании инбредных линий. Вопрос, однако, заключается в том, могут ли такие механизмы функционировать в природных популяциях. Гартен (Garten, 1976) осуществил интересный подход к решению этого вопроса. Взяв мышей из восьми природных популяций, он попытался сопоставить их поведение со степенью генетической гетерозиготности, которую определяли по данным электрофореза в крахмальном геле. В целом высокая степень гетерозиготности коррелировала с более высоким статусом доминантности, успехом в конкуренции за пищу и развитием таких форм поведения, как приближение, нападение и «умывание» (в материковых выборках). Мыши из более полиморфных популяций легче спаривались в лабораторных условиях, нежели зверьки из менее гетерозиготных популяций (Dewsbury, Lovecky, 1974). Эти данные позволяют предполагать,

что в поддержании гетерозиготности поведение может играть важную роль и что гетерозиготность может давать животному преимущества в конкуренции. Хотя генетика поведения животных в природных популяциях еще мало изучена, она имеет важное значение.

ОРГАНИЗМ КАК ПРИСПОСОБЛЕННОЕ ЦЕЛОЕ

На протяжении всей книги мы подчеркивали следующий важный момент: хотя специфические адаптации полезно рассматривать каждую в отдельности, необходимо помнить, что все эти адаптации должны взаимодействовать так, чтобы в результате получился единый, функционирующий и полностью приспособленный организм. В заключение этой главы мы покажем на нескольких примерах, каким образом взаимодействие различных адаптаций обеспечивает полностью адаптивный «образ жизни» животного.

Копытные и хищные

Примером всеохватывающей системы поведенческих адаптаций может служить противоположная направленность их у крупных копытных, которым постоянно угрожают хищники, и крупных хищных, которые такому риску не подвергаются. Хедигер (Hediger, 1965) провел сравнение на филетическом уровне, сопоставив у этих групп животных особенности копуляции, сна, питья воды, рождения и развития детенышей (табл. 14.1). Очевидно, что во всех этих областях поведение антилоп отражает высокое давление отбора со стороны хищников, тогда как у крупных хищников те же действия осуществляются гораздо менее торопливо.

Таблица 14.1

Сравнение ряда особенностей поведения антилоп и некоторых крупных хищников (Hediger, 1965)

Поведение	Львы/медведи	Антилопы
Копуляция	Длится часы у медведей	Несколько секунд или доли секунды
Сон	Глубокий и длительный	Возможно полное отсутствие сна или он очень короткий
Питье	Особенно медленное у кошек	Быстрое наполнение сложного желудка
Роды	Медведи строят берлоги	Никаких гнезд не бывает
Развитие детенышей	Очень медленное	Детеныши начинают передвигаться через 30 минут после рождения

Размножение у птиц

Как уже говорилось в главе 6, Эткин (Etkin, 1964) охарактеризовал образ жизни птиц трех разных групп — дневных певчих птиц, морских птиц и птиц, живущих стаями. Каждую форму поведения можно рассматривать как результат функциональной взаимосвязи различных адаптаций. Певчие птицы — мелкие дневные птички, объект охоты для хищников. Они обычно мономорфны и имеют покровительственную окраску. В процессе ухаживания эти птицы больше полагаются на слуховые сигналы, чем на зрительные демонстрации, — опять же особенность, сводящая к минимуму опасность нападения хищника. Поскольку на данном участке гнездится только одна пара, молодые птицы держатся в его пределах. Родители для их прокормления могут не покидать свою территорию; поэтому индивидуальное узнавание между родителями и птенцами развито слабо, и у них преобладают реакции на простые сигнальные стимулы.

Напротив, у морских птиц взрослые особи относительно крупны, и хищники угрожают главным образом яйцам и птенцам. Поскольку родители для поисков пищи покидают территорию, у этих птиц сильно развито индивидуальное взаимное узнавание родителей и птенцов. В заботе о потомстве участвуют и самцы, так что всегда один из родителей охраняет яйца. У морских птиц в отличие от певчих преобладают зрительные демонстрации, которые продолжаются и после образования пары. Отбор не действует против этих ритуалов.

У стайных птиц, кормящихся на земле, обычно достаточно выражен половой диморфизм, а самцы не участвуют в заботе о потомстве. Самки и птенцы имеют покровительственную окраску. Индивидуальное узнавание развито хорошо и создает основу для установления отношений доминирования — подчинения.

Резюмируя описание этих типов организации поведения, Эткин заключает, что «в основе своей все аспекты поведения, такие, как агрессивность, иерархическая структура, территориальность, ухаживание, забота о потомстве, диморфизм, врожденная или приобретенная система передачи информации, составляют части единого координированного комплекса, который полностью приспособлен к экологии животного» (Etkin, 1964, p. 269—270).

Гнездовой паразитизм у птиц

Гнездовой паразитизм — это явление, когда самки одного вида откладывают яйца в гнезда другого вида и родители этого второго вида заботятся о них. Хотя гнездовой паразитизм обнаружен примерно у 80 видов птиц, взаимосвязь адаптаций, особенно адаптаций, связанных с процессом развития, наиболее хорошо видна на примере европейской кукушки. Самка кукушки отыскивает

гнездо птицы-хозяина, выбрасывает оттуда одно из яиц и заменяет его своим, которое она откладывает прямо в гнездо. Затем она предоставляет яйцу конкурировать самостоятельно, к чему оно оказывается хорошо приспособленным. Яйцо по виду напоминает яйца птицы-хозяина, и у кукушек, живущих в разных областях и паразитирующих на разных видах, яйца окрашены по-разному — они «имитируют» окраску яиц вида-хозяина (Southern, 1954). Период инкубации у яиц кукушки короче, чем у яиц хозяина, поэтому вылупившийся раньше кукушонок уже имеет преимущество в большем внимании со стороны родителей. Он выбрасывает из гнезда все яйца птицы-хозяина и тем самым обеспечивает себе монополию на внимание родителей. Молодые кукушки растут быстрее и оказываются крупнее, чем птенцы их хозяев. Можно не говорить, что развитие предпочтения брачного партнера и формирование песни происходит у них на основе внутренней программы, без обучения.

Таким образом, у кукушек и других гнездовых паразитов имеется комплекс адаптаций к этому образу жизни в виде быстрого развития, успешной конкуренции с птенцами вида-хозяина за внимание родителей и минимальной роли обучения в развитии отношений с особями своего вида.

r-Стратеги и *К*-стратеги

В популяционной биологии символом *r* обозначают свойственную данной популяции скорость ее увеличения, или роста, тогда

Таблица 14.2

Некоторые признаки, характеризующие «*r*- и *К*-стратегов». (Pianka, 1970; Wilson, 1975)

Призн	*r*-Стратеги	*К*-Стратеги
Климат в местах обитания	Изменчивый или непредсказуемый	Относительно постоянный и предсказуемый
Величина популяции	Изменяется во времени с большими колебаниями, обычно ниже «емкости» среды	Относительно постоянна во времени и часто близка к пределу «емкости» среды
Внутривидовая и межвидовая конкуренция	Изменчивая, часто слабая	Обычно острая
Развитие	Быстрое	Более медленное
Возраст размножения	Молодой	Более поздний
Размеры тела	Небольшие	Относительно большие
Частота размножения	Однократное	Повторное
Особенности использования энергии	Продуктивность	Эффективность
Длительность жизни	Малая	Большая
Способность к колонизации	Значительная	Минимальная
Социальное поведение	Слабо развитое; в основном стайная жизнь	Часто хорошо развитое

как *К* означает «емкость» (несущую способность) окружающей среды. На основе этих параметров в популяционной биологии виды различаются соответственно как «*r*- и *К*-стратеги», MacArthur, Wilson, 1967; Wilson, 1975). *r*-Стратеги — это виды, приспособленные к колонизации временных местообитаний, с быстрым ростом популяции и полным использованием ресурсов. Напротив, *К*-стратеги адаптированы к стабильным, предсказуемым условиям, в которых скорость роста популяции несущественна, а большое значение имеет создание стабильной структуры сообщества. Каждая из этих стратегий связана с целым рядом адаптаций, неполный перечень которых приведен в табл. 14.2.

Среди североамериканских видов грызунов можно найти примеры как *r*-, так и *К*-стратегов. Прерийные полевки — это *r*-стратеги; они быстро заселяют бобровые лужайки и другие подходящие местообитания, быстро размножаются, и численность их подвержена резким изменениям. Напротив, многие виды *Peromyscus* живут в более стабильных условиях, и величина их популяций редко изменяется в такой степени, как это характерно для полевок (Christian, 1970a).

Грызуны рода *Peromyscus*

Эти грызуны встречаются только в Западном полушарии, их насчитывается около 57 видов и 235 подвидов, и они стали излюбленным объектом различных исследований (King, 1968, 1970). В природных условиях эти животные адаптированы к широкому спектру местообитаний и, будучи таксономически близкими друг к другу, экологически весьма разнородны. Многие виды хорошо адаптируются к условиям лаборатории в отношении размножения и поведения.

Лейн (Layne, 1969, 1970, 1971; Layne, Ehrhart, 1970) провел на нескольких видах *Peromyscus* серию лабораторных исследований, пытаясь найти связь между особенностями поведения животных в лаборатории и в природных условиях. Наиболее интересными оказались различия между двумя видами — уроженцем юго-восточной части США флоридским хомячком *P. floridanus* и хлопковым хомячком *P. gossipinus* (табл. 14.3). Флоридский хомячок распространен в небольших участках в сухих районах, где он использует заброшенные норы других грызунов. Хлопковые хомячки распространены значительно шире, и образ жизни их более изменчив. В лабораторных условиях хлопковые хомячки строили гнезда, копали и лазали лучше, чем флоридские. У хлопковых хомячков период активности менее четко приурочен к темноте, чем у флоридских, — очевидно, в связи с более густым растительным покровом в их естественных местообитаниях. Взятые вместе, все эти особенности образуют такой комплекс адаптаций, который обеспечивает грызуну существование в определенных местах.

Таблица 14.3

Некоторые особенности двух видов *Peromyscus*, живущих на юго-востоке США

Признак	*P. floridanus*	*P. gossypinus*
Распределение популяций	Ограниченное, отдельными участками	Сплошное широкое
Местообитания	Сухие области, покрытые растительностью	Листопадные леса
Расположение гнезд	Использует норы других видов	Различное (валежник, пни, расщелины скал, постройки человека, под землей)
Тип гнезда	Простая площадка	Сферическое, хорошо построенное гнездо
Использование гнездового материала в лаборатории	Использует немного ваты и строит примитивные гнезда	Использует больше ваты и строит гнезда лучше
Рытье в лаборатории	Медленное и неэффективное	Эффективное
Способность лазать в лаборатории	Слабо развита	Хорошая
Время активности в лаборатории	Только ночью	Более активны, активность менее четко связана с периодами освещенности

Попугаи-неразлучники

Сравнивая поведение более примитивных и относительно позже появившихся видов попугаев-неразлучников (*Agapornis*), можно видеть взаимосвязь разного рода адаптаций. Они были изучены Дилгером (Dilger, 1960, 1962) (см. табл. 13.1). Более примитивные виды гнездятся отдельными парами, которые образуются довольно поздно. Наоборот, у неразлучников, гнездящихся колониями, пары создаются рано в связи с более развитыми социальными взаимодействиями. Характерные для примитивных форм демонстрации, направленные на защиту гнезда, у колониальных форм заменяются совместным окрикиванием. У видов с более развитыми сообществами агрессивное поведение становится более ритуализованным, что, по-видимому, снижает вероятность повреждений в драке, когда контакты между особями учащаются.

КРАТКИЕ ВЫВОДЫ

Изучая адаптивное значение той или иной формы поведения, исследователь пытается выяснить, какую роль она играет в выживании и размножении. При этом не предполагается, что животное понимает цель своего поведения. Поведенческий акт отражает активность нервной системы, которая в свою очередь есть результат эволюционной истории вида.

Исследование адаптивной функции поведения можно вывести за пределы кабинетных рассуждений, используя четыре основных метода: экспериментальный метод, метод внутривидовой корреляции, метод адаптивной корреляции и генетический анализ. При изучении адаптивной роли различных форм полового поведения использовались все четыре метода.

Для анализа адаптивной роли поведения идеально подходят взаимоотношения хищника и жертвы, поскольку они непосредственно связаны с выживанием. В главе была рассмотрена возможная адаптивная роль исследовательского поведения и сна.

По-видимому, для популяции выгодно сохранять определенный уровень генетической изменчивости. В главе обсуждаются механизмы, поддерживающие такую изменчивость.

Организмы приспособлены к своей среде обитания как единое целое. Это иллюстрируется сравнением копытных и хищных, особенностями размножения у разных птиц, в том числе случаями гнездового паразитизма, существованием «*r*- и *K*-стратегов», различиями между видами *Peromyscus* и видами попугаев-неразлучников.

Глава 15

СОЦИОБИОЛОГИЯ

Дать определение социобиологии трудно. Ее главный систематизатор Уилсон (Wilson, 1975, р. 4) пишет: «Социобиология — это систематическое исследование биологических основ общественного поведения». Конечно, это определение слишком неясно. Этот термин относится к особому подходу — к теоретической стороне исследований общественного поведения. Социобиология получила развитие в шестидесятые — семидесятые годы в связи с осознанием и анализом некоторых не привлекавших ранее большого внимания следствий, вытекающих из теории естественного отбора и положений популяционной биологии. Такое энергичное развитие теории заставляет биологов и психологов, интересующихся общественным поведением, пересмотреть свои данные и изучить эти явления в новом свете. Как бывает со всеми важными теоретическими достижениями, социобиология заставила зоопсихологов увидеть новые связи между явлениями, которые казались совсем различными. Она породила множество гипотез, и возникла необходимость получить множество новых данных. Социобиологический подход вызвал такое интеллектуальное оживление, какое бывает в научных дисциплинах крайне редко.

Социобиологический подход может показаться совсем не привлекательным. Он очень теоретичен и часто отвлечен от конкретных данных. Его теории подчас насыщены математикой и очень абстрактны. Многих отвращает явная необходимость принимать при этом решения этического характера. Общая теория социобиологии не может быть с точностью проверена в эксперименте, как это осуществимо в случае проблем развития или механизмов поведения. Хотя социобиология очень важна, ее роль в исследовании поведения животных иногда преувеличивают (см., например, Wilson, 1975, chap. 1, 27). Несмотря на эти трудности, социобиологический подход необходим, и законченному зоопсихологу надлежит знать по крайней мере его основы.

Сначала мы рассмотрим «краеугольные камни» этого направления, после чего перейдем к его приложениям в двух основных областях — стратегии размножения и эволюции общественного поведения.

КРАЕУГОЛЬНЫЕ КАМНИ СОЦИОБИОЛОГИИ

Это столь важные положения, что о них уже говорилось в главе 3, так что в книге они фигурировали. Здесь их необходимо повторить.

Генетическая приспособленность

Генетическую приспособленность оценивают по тому вкладу, который определенный генотип в популяции вносит в следующее поколение по сравнению с другими генотипами. По определению, действие естественного отбора направлено на повышение приспособленности. Таким образом, эволюцию практически всех признаков организма в конечном счете следует рассматривать с точки зрения того вклада, который они вносят в генофонд следующей генерации. Приспособленность может быть увеличена многими способами, за счет изменений как выживаемости, так и размножения, однако в конечном итоге главное — это изменение относительного вклада особи в генный фонд ближайшего и последующих поколений.

Естественный отбор действует на уровне особей

Почти все биологи согласны в том, что естественный отбор в популяции действует на уровне *особи*. Те действия, которые на первый взгляд могут казаться всецело направленными на благо группы или вида, при ближайшем анализе раскрываются как поведенческие акты, способствующие повышению индивидуальной приспособленности. Уинн-Эдвардс (Wynne-Edwards, 1962) развил наиболее тонкое и доступное для проверки представление о возможности таких действий, которые, будучи самопожертвованием, были бы благоприятны для группы. Однако в целом такое представление пришлось в большинстве случаев отвергнуть (Williams, 1966, 1971). Естественный отбор действует так, что повышает приспособленность отдельных особей.

Совокупная приспособленность (inclusive fitness)

Решающий толчок для развития социобиологии был сделан, когда Гамильтон (Hamilton, 1964) выдвинул концепцию совокупной приспособленности. В основе этой концепции лежит очень простой принцип. Приспособленность связана с относительным представительством генов некоторой особи в генофонде следующего поколения. Однако у этой особи и ее близких родственников общее происхождение, поэтому у них имеются и общие гены. Так, половина генов диплоидного позвоночного животного одинакова с

генами его матери, отца, сестер и братьев. Размножение близких родичей ведет к большему, чем случайное, представительству генов данной особи в следующем поколении. Таким образом, можно повысить и собственную приспособленность, увеличив приспособленность близких родственников. Это явление называется *отбором родичей.* Согласно концепции Гамильтона, мы должны рассматривать приспособленность как более широкое понятие. Термин «совокупная приспособленность» и отражает такое расширение этого понятия. В совокупной приспособленности различают два главных компонента: *приспособленность особи (классическую)* и *приспособленность родичей.* Приспособленность родичей выражается относительным вкладом в генный фонд следующего поколения генов близких родственников данной особи, причем эта величина находится в прямой зависимости от близости родства (составляя половину для сестры, одну четверть для дяди, одну восьмую для двоюродных братьев и т. д.). Вест Эберхард (West Eberhard, 1975) предложил единицу *эквивалентов потомства* для оценки вклада приспособленности родичей, который оценивался бы числом потомков данного родича, уменьшенным путем умножения на соответствующий коэффициент родства.

Альтруизм

Альтруизм — это поведение, в результате которого повышается индивидуальная (классическая) приспособленность другой особи за счет снижения приспособленности данной особи. Например, для спасения утопающего можно прыгнуть в воду. Обычно самопожертвование родителей для защиты потомства большинство авторов не считает альтруистическим (см., например, Wilson, 1975), поскольку наличие потомства олицетворяет приспособленность данной особи. Однако такое поведение по отношению к двоюродному брату следует считать альтруистическим, поскольку, по определению, это увеличит приспособленность двоюродного брата за счет снижения собственной. Если приспособленность родичей в результате альтруистических действий будет расти больше, чем будет падать индивидуальная приспособленность действующих так особей, то можно ожидать отбора в пользу альтруистического поведения. Таким образом, совокупная приспособленность в результате альтруистического поведения может увеличиться. Поведение, при котором снижается совокупная приспособленность, можно назвать «абсолютным альтруизмом». Такой альтруизм не должен проявляться никогда.

Реципрокный альтруизм

Трайверс (Trivers, 1971) обнаружил, что эволюция альтруистического поведения может происходить еще в одной ситуации. *Ре-*

ципрокный (взаимный) альтруизм предполагает обмен альтруистическими актами в разные моменты времени между двумя особями, которые могут не быть родственниками, как, например, в том случае, если человек прыгает в воду и спасает утопающего «в обмен» на «обещание», что тот в аналогичных обстоятельствах поступит так же. Ясно, что «реципрокного альтруизма» ожидать нельзя, если при этом происходит снижение совокупной приспособленности, и можно ожидать, если эта реципрокность не ведет к потере суммарной приспособленности обеих особей. Три случая взаимного альтруизма, приведенные Трайверсом, — это симбиоз, связанный с чисткой, предупреждающие крики птиц и взаимный альтруизм человека. Выработка альтруистического поведения на основе реципрокного альтруизма требует жесткой системы отбора против «обманщиков» — особей, которые извлекают пользу из действий других, но в ответ при сходных обстоятельствах таких же действий не совершают.

Как и всегда, эти рассуждения не означают, что животные сознательно подсчитывают относительные преимущества альтруистического поведения. Просто особи, ведущие себя определенным образом, оставляют в среднем больше потомков, и это приводит к распространению генов, обусловливающих такое поведение.

Эволюционно стабильные стратегии

Теоретик в области социобиологии часто сталкивается с вопросом: от чего зависит, какую из нескольких стратегий выберет особь, если каждая из этих стратегий ведет к повышению приспособленности? Интересы разных особей часто приходят в конфликт между собой. Нередко выбор той или иной формы поведения будет зависеть от обстоятельств и от стратегии тех особей, с которыми данная особь оказалась в конфликте. Для анализа таких ситуаций Мэйнард Смит (Maynard Smith, 1976) использовал математическую теорию игр. За основу при этом берется представление об *эволюционно стабильной стратегии* (ЭСС). ЭСС — это такая стратегия, которая, если ей следует большая часть особей популяции, не может быть улучшена никакой другой стратегией. Мэйнард Смит на соответствующих математических моделях рассматривал принятие различных стратегий особями и значение этого для популяции в целом. Понятие об ЭСС применимо к таким проблемам, как соотношение полов, типы агрессивного поведения, организация сообществ (Maynard Smith, 1976; Maynard Smith, Parker, 1976). Доукинс (Dawkins, 1976) изложил концепцию ЭСС в нематематической форме и расширил ее использование в ряде направлений. Хотя возможности такого подхода еще полностью не исследованы, этот подход, по-видимому, должен многое дать для разработки теории социобиологии.

СТРАТЕГИИ РАЗМНОЖЕНИЯ

Если сущность приспособленности заключается в дифференциальном вкладе, вносимом особью в генофонд следующего поколения, то поведение особи должно в значительной части рассматриваться в связи с тем, как оно способствует размножению. Естественный отбор, в том числе половой, должен действовать так, чтобы формировать такие стратегии размножения, при которых совокупная приспособленность каждой особи была максимальной. В связи с размножением естественный отбор может влиять на взаимодействия особей разного пола (межполовой отбор) или одного пола (эпигамный отбор) (см. гл. 3). По причинам, о которых будет говориться ниже, большая часть таких взаимодействий сводится к конкуренции между самцами и выбору самца самкой.

Конкуренция между самцами

Если самцу нужно сделать свою приспособленность максимальной, он должен следовать той стратегии, при которой он оставит наибольшее число жизнеспособных плодовитых потомков. Мы рассмотрим несколько путей достижения такого результата.

Доминирование. Доминирование означает бо́льшую доступность всех ресурсов, в число которых иногда входят и половые партнеры (см. гл. 6). Если доминирование ведет к преимущественной возможности осеменения самок, то для его достижения самцы должны драться и повышать свою приспособленность, принося больше потомства. По крайней мере в некоторых случаях это имеет место. По произведенной оценке, у морских слонов более $^2/_3$ самцов популяции в данный сезон не осуществляет ни одного спаривания (LeBoeuf, 1974). Чем выше статус самца, достигнутый в драках, тем чаще он подходит к самкам и спаривается. По данным одного исследования, 85% самок было оплодотворено всего лишь четырьмя процентами самцов (LeBoeuf, Peterson, 1969). В лабораторных условиях сходные данные были получены для домовой мыши: доминантные или более агрессивные самцы были отцами большего числа потомков, чем менее агрессивные (Levine, 1958; DeFries, McClearn, 1970; Horn, 1974). Роль доминирования в повышении приспособленности при размножении подтверждается тем, что генетический анализ выявил гетерозис в отношении такого доминирования (Kuse, DeFries, 1976).

Однако не во всех случаях доминирование обеспечивает преимущества в оставлении потомства. Дьювалл и др. (Duvall et al., 1976), пользуясь методом электрофореза в крахмальном геле, исследовали детенышей в замкнутой группе макаков-резусов. Они обнаружили, что доминантный самец не был отцом всех или большинства детенышей. Хаусфатер (Hausfater, 1975) подчеркивает, что в саваннах у павианов уровень доминирования меняется на протяжении жизни особи. Поэтому, если доминантность и дает

самцу кратковременные преимущества в размножении, то неясно, как это может влиять на размножение в течение всей жизни. Бернстейн (Bernstein, 1976) высказал предположение, что в сообществах некоторых приматов генетическая приспособленность альфа-самцов состоит не в том, что они производят наибольшее число потомков, а в том, что они обеспечивают их выживание.

Территориальность. У некоторых видов дифференциальный доступ к самкам самцы получают благодаря владению лучшей территорией. Это в особенности относится к видам, имеющим токовище, т. е. специальную общую территорию, на которой осуществляются ритуалы. Например, полынные тетерева собираются на особых традиционных территориях в полынных степях. Самцы занимают небольшие участки такой территории, самки же собираются в своих местах — центрах спаривания, расположенных на той же общей брачной территории. Такие территории обычно служат этой функции из года в год. В результате оказывается, что большая часть спариваний происходит на участках одного или двух самцов, хотя на остальных участках может быть до 80 других самцов. Таким образом, ежегодно 75% всех спариваний осуществляют менее одной десятой всех самцов (Wiley, 1973).

Конкуренция спермы. Хотя весьма вероятно, что самка может спариваться более чем с одним самцом, для каждого самца выгодно, чтобы яйцеклетки были оплодотворены именно его спермиями. Такая ситуация, когда сперма двух или более самцов соперничает за оплодотворение яйцеклеток одной самки, была названа «конкуренцией спермы» (Parker, 1970). В тех случаях, где возможно множественное осеменение, эволюция могла бы приводить к выработке механизмов двух типов: 1) самец как-то нейтрализует или уничтожает влияние спермы, уже бывшей в половых путях самки от предшествовавших спариваний, и 2) сперма данного самца может быть защищена от вытеснения спермой последующих самцов. Как показал Паркер, у насекомых есть ряд приспособлений такого рода. Например, у дрозофилы и других насекомых сперма второго самца вытесняет из семяприемников сперму от предыдущего спаривания.

К адаптациям, которые снижают вероятность или успешность последующего спаривания, относятся: 1) образование вагинальных пробок, которые предохраняют половые пути самки от последующего осеменения; 2) длительная копуляция, иногда занимающая часы или дни; 3) наличие пассивных фаз, когда самец остается в положении садки или прикрепленным к самке иным путем без полового контакта; 4) фазы охраны без контакта, когда самец охраняет самку, не находясь с ней в прямом соприкосновении.

Подобные адаптации можно обнаружить и у других животных помимо насекомых; например, у змей формируются копуляционные пробки (Devine, 1975), у ящериц спаривание подавляет рецептивность самок (Crews, 1973). У млекопитающих также возможна

конкуренция спермы: Бэрдселл и Нэш (Birdsall, Nash, 1973) с помощью электрофореза показали, что у пойманных в природе грызунов *Peromyscus* пометы происходили от многих самцов. У крыс и хомячков повторные копуляции служат для уменьшения репродуктивного успеха последующих самцов. (Dewsbury, Lanier, 1977). У морских свинок вероятность успеха следующих спариваний также снижается из-за образования копуляционных пробок (Martan, Shepherd, 1976).

Стратегии «проигрывающих». Поскольку завоевать высокий иерархический ранг и занять лучшую территорию животное может лишь по достижении определенных размеров и возраста, для самцов низкого ранга и владеющих плохими участками часто может быть выгодно свести риск конкуренции к минимуму, чтобы выжить и позднее эффективно участвовать в размножении. Однако встречаются и иные стратегии. У голубоголового губана (атлантическая рыбка, обитатель коралловых рифов) самки ежедневно приплывают на общую брачную территорию, где крупные, ярко окрашенные самцы держатся на временных брачных участках. Более мелких самцов они оттуда изгоняют. Поскольку у этих рыб оплодотворение наружное, у мелких самцов выработались стратегии трех типов: при стратегии «броска» мелкий самец прорывается на территорию как раз в момент, когда пара нерестится, и он добавляет туда и свою сперму; при «подкрадывании» он пытается спровоцировать самку на выметывание икры, стимулируя ее тактильно в период, когда та поднимается для ухаживания за владельцем большой территории; при «групповом осеменении» прибывающую самку преследует несколько самцов: по-видимому, в результате тактильной стимуляции, а также добавочных зрительных раздражений от других спаривающихся рыб у самки может происходить выметывание икры (Warner et al., 1975).

Выбор самцов самками

Обычно для самки проблема состоит не в поиске партнера — у нее может быть несколько поклонников. Самка должна выбрать самца. Отбор должен так формировать ее поведение, чтобы она обеспечила свое потомство «лучшими» отцовскими генами, а у некоторых видов самец должен также обеспечить наилучшие пищевые ресурсы и защиту потомства; таким образом, потомство могло бы воспользоваться благоприятным сочетанием наследственных и средовых факторов.

Видимо, выбор, осуществляемый самками, во многих отношениях действительно обеспечивает для потомства отбор «приспособленных» генов. В сущности, спариваясь с самцами, которые продемонстрировали свою приспособленность, самка повышает приспособленность своего потомства, а значит, и свою собственную (Selander, 1972). Например, самки полынного тетерева или голу-

боголового губана проходят мимо многих сильных и полноценных самцов для того, чтобы присоединиться к группе там, где самцы занимают отборные территории, и выбирают себе самцов, «прошедших испытание». Известно, что суки в течке обнаруживают явную избирательность, либо отказываясь от спаривания, либо спариваясь с разными кобелями в быстрой последовательности (Beach, LeBoeuf, 1967; LeBoeuf, 1967). Самки мышей инбредных линий, как выяснилось, предпочитают проводить время и спариваться с самцами иной, чем их собственная, линии. Это должно способствовать снижению инбридинга и увеличивать гибридную силу (Yanai, McClearn, 1972).

Кокс и Лебёф (Cox, LeBoeuf, 1977) предполагают, что у морских слонов самки активно провоцируют соперничество между самцами. Издавая громкие крики протеста при попытках спаривания с ними, они привлекают внимание соседних самцов, в особенности доминантных. Это вызывает драки, снижает вероятность осеменения подчиненными самцами и служит для отбора генов, получаемых потомством данной самки. В состоянии рецептивности самки многих видов, включая овец, крыс и бизонов, становятся очень активными и начинают убегать от самцов (см. гл. 5 и 12). Роль такого повышения активности может состоять в привлечении большего числа самцов и опять-таки в создании конкуренции между ними (Cox, LeBoeuf, 1977).

Самки могут выбирать самца не только из-за лучших генов, но и в расчете на его преимущественный доступ к ресурсам, критически необходимым для выживания самца, самки и их потомства. Этот фактор имеет особое значение у таких видов, как территориальные певчие птицы, у которых пары существуют долго, а территория закрепляется на весь сезон размножения (см. Orians, 1969; Selander, 1972).

Правило Бэйтмана

После всего сказанного выше у нас не вызовет удивления известное «правило Бэйтмана». Согласно этому правилу, у полигамных видов различия в успехе размножения у самцов больше, чем у самок. Иными словами, некоторые самцы вносят непропорционально большой вклад в генофонд следующего поколения, а какие-то другие не вносят такого вклада совсем. Самки же почти все участвуют в размножении, производя примерно одинаковое число потомков. В лабораторных экспериментах с *Drosophila melanogaster* Бэйтман получил экспериментальное подтверждение этого правила. Используя мух с хромосомными маркерами, он подсчитал число спариваний в популяции, разбитой на группы из пяти самок и пяти самцов каждая. Оказалось, что среди самцов не участвовали в скрещиваниях 21% особей, тогда как среди самок — только 4%.

Социобиология родительского поведения

Многие из описанных выше явлений можно объяснить с привлечением таких понятий, как вклад родителей (parental investment), воздействие со стороны родителей (parental manipulation) и конфликт между родителями и потомками.

Вклад родителей. Теория родительского вклада была разработана Робертом Трайверсом (Trivers, 1972) как развитие некоторых идей Бэйтмана. Она позволяет объяснить ряд различий в репродуктивной стратегии самцов и самок. Почему самцы обычно конкурируют между собой, тогда как самки их выбирают, а не наоборот? Почему у самцов успешность размножения варьирует больше, чем у самок? Ответ, возможно, состоит в том, что оба пола вносят неодинаковый вклад в выполнение родительских обязанностей.

Трайверс (Trivers, 1972, p. 139) определяет родительский вклад как «любое участие родителя в выращивании данного потомка, повышающее его шансы на выживание (а значит, и на успех в размножении) ценой снижения способности родителя помогать другим потомкам». Этот вклад может осуществляться в самых различных формах, будь то предоставление гамет, кормление, забота, защита и т. п. За исключением случаев полной моногамии, во всех остальных случаях относительные вклады родителей бывают неравными, обычно участие самки больше. Если вклад одного пола превышает вклад другого, то пол, вносящий больший вклад, становится для другого пола «ограниченным ресурсом». Особи того пола, вклад которого меньше, будут конкурировать между собой за возможность спаривания с особями противоположного пола. Это обусловлено тем, что представители пола, вносящего меньший вклад (обычно самцы), могут повысить свой репродуктивный успех, участвуя в выращивании потомства от нескольких особей пола, вносящего больший вклад (обычно самок). В сущности, оказывается, что самцы, внося свой небольшой вклад, могут переходить от одной самки к другой, тогда как самки, взяв на себя бóльшую долю заботы о потомстве, обременены последствиями. Различия в родительских вкладах восходят, вероятно, к появлению различий в размерах половых клеток — переходу от клеток одинаковой величины к крупным (женским) и мелким (мужским) гаметам. Поскольку представители пола с меньшей долей участия вынуждены конкурировать за ограниченный ресурс, у них должны были выработаться выраженные брачные демонстрации и в результате полового отбора они должны были становиться крупнее и заметнее.

Действием полового отбора управляет различие во вкладе обоих полов в выращивание потомства. Когда этот вклад одинаков, должна быть симметрия в конкуренции и в выборе партнера. Когда самец участвует в выращивании потомства больше, чем самка,

должны преобладать конкуренция между самками и выбор со стороны самца. С этим предположением согласуется то, что у птиц-плавунчиков, морских коньков и иглы-рыбы самки проявляют ухаживание и имеют более яркую окраску: у этих видов о кладке и потомстве заботятся самцы, хотя количественных оценок относительного вклада родителей не производилось.

Супружеские измены. Сложности теории вклада родителей можно видеть на примере таких явлений, как измена того или другого партнера в моногамных парах. Каждая особь действует так, чтобы повысить свою приспособленность; для этого она могла бы вступить в брак с новым партнером, если первый партнер будет продолжать заботиться о потомстве. Если один из супругов уходит, оставшийся оказывается в «чрезвычайных обстоятельствах» и должен решить — пытаться ли ему выращивать потомство в одиночку. Относительный вклад родителей со временем изменяется. Например, у территориальных певчих птиц в начале сезона вклад самца, когда он охраняет территорию, больше, чем вклад самки. Однако после откладки яиц вклад самки становится больше. Когда бы ни возникали различия в относительных долях участия родителей, один из них может соблазниться на побег. Как подчеркивают Доукинс и Карлайл (Dawkins, Carlisle, 1976), в такой ситуации главную роль играет не прошлый вклад, а тот, который еще предстоит внести, чтобы заместить утерянное потомство. Поскольку особь (обычно самка), брошенная с потомством, несет возросшее бремя по его воспитанию, для нее составило бы еще больший труд воспитать новое потомство. Ввиду этого она скорее всего будет продолжать выращивать уже имеющихся потомков. Таким путем она будет увеличивать не только свою приспособленность, но и приспособленность супруга-дезертира, тогда как тот будет пытаться найти себе нового партнера. С социобиологической точки зрения члены моногамной пары смотрят друг на друга не сияющими глазами, а вопросительно, стараясь определить, что́ лучше для уровня приспособленности: бросить данного партнера и искать нового или же остаться и помочь выращивать уже имеющееся потомство? Повторим еще раз, что все это животными не осознается. Это определенные особенности поведения, которые возникли как результат эволюции. Наше употребляемое для краткости слово «решение» следует понимать как действие в прошлом определенных факторов, в конечном счете по-разному влиявших на размножение особей с разными генотипами.

Выбор партнера. Теперь мы можем вернуться к вопросу о выборе партнера. Прежде всего особи следует отыскать партнера надлежащего вида и пола, гены которого «приспособлены». Далее, было бы выгодно найти такого супруга, который будет достаточно активно участвовать в выращивании потомства и не уйдет, прежде чем этот труд не будет закончен. В некоторых случаях определить это довольно просто. Например, у насекомых семейства

Bittacidae самки выбирают самцов, которые при ухаживании приносят им крупную съедобную добычу. Во время спаривания самка ее поедает (Thornhill, 1976). Принося самке корм, самец не только получает возможность произвести осеменение, но, вероятно, увеличивает ее (а тем самым и свою) приспособленность. Самка выбирает самца на основе оценки его родительского вклада.

У обыкновенных крачек сразу после вылупления птенцов бóльшую часть пищи приносит самец. Самка должна выбрать такого самца, который смог бы это делать. По-видимому, самки выбирают самцов, основываясь на том, как те собирают и приносят им рыбу и кормят их ею в период ухаживания. Нисбет (Nisbet, 1973) обнаружил корреляцию между такими переменными, как общий вес кладки (выводка), количество пищи, приносимой птенцам, и количество пищи, приносимой самке *в период ухаживания*. Таким образом, уже по ухаживанию самка, видимо, может оценить вероятный вклад самца в воспитание потомства и его репродуктивный успех.

У кольчатых горлиц ритуал ухаживания достаточно сложен (гл. 5); само ухаживание, постройка гнезда и насиживание связаны с уровнем половых гормонов (гл. 12). Эриксон и Мартинес-Варгас (Erickson, Martinez-Vargas, 1975) полагают, что зависимость ухаживания и насиживания яиц от уровня одних и тех же гормонов дает самке возможность предугадывать размер вклада самца в воспитание потомства. Поскольку ухаживание и забота о потомстве регулируются одним и тем же механизмом, самец, активный в ухаживании, скорее всего будет и деятельным родителем. Это могло бы быть не так, если бы эти две формы поведения контролировались разными гормонами. То обстоятельство, что самцы кольчатой горлицы слабее ухаживают и более агрессивны по отношению к самкам, уже бывшим ранее с другими самцами, нежели к самкам, содержавшимся в изоляции, можно истолковать как адаптацию, уменьшающую вероятность супружеской измены (Erickson, Zenone, 1976).

Хотя белый ибис — это береговая птица с устойчивыми парами, все же, когда самец улетает за кормом, самка иногда спаривается с другим самцом (Rudegeair, 1975). Таким способом самки могут застраховать себя на случай, если самец окажется стерильным. Однако «изменяют» самки избирательно, главным образом с самцами, имеющими пару и гнездящимися поблизости. Таким образом, при выборе самца для измены, так же как и при выборе постоянного партнера, самки руководствуются критериями расположения гнезда и тенденцией самца к образованию пары.

Отношение к чужим детенышам. Во многих случаях очень важно, чтобы ресурсы тратились на своих, а не на чужих детенышей. Понятно, что если животное имеет ограниченные возможности для выращивания потомства, оно будет стараться избегать забот о чужом потомстве. Одно из возможных проявлений этой тенден-

ции — умерщвление чужих детенышей, весьма обычное, например, у травоядных индийских обезьян лангуров (Hrdy, 1974). Когда во главе группы становится новый самец, он, по-видимому, первым делом убивает всех детенышей этой группы. Вероятно, в результате этого самки быстрее приходят в состояние течки, чем если бы их детеныши оставались с ними. Самец осуществляет спаривания, а далее тратит усилия на защиту собственного потомства (Hrdy, 1974, 1976). Ту же функцию может выполнять эффект Брюса (гл. 10). Присутствие самца прекращает начавшуюся беременность самки и приводит самку в состояние эструса; самец спаривается с ней и тратит усилия на заботу о собственном потомстве, а не о потомстве какого-то другого самца. У прерийных полевок самцы могут успешно блокировать беременность вплоть до 15-го дня после имплантации оплодотворенного яйца в стенку матки (Stehn, Richmond, 1975).

Пауэр (Power, 1973) пытался выяснить, могут ли у птиц *Sialia currucoides* неродные родители заботиться о птенцах. Из 25 пар этих птиц он забрал по одному из родителей и наблюдал поведение 10 новых птиц, заменивших недостающих «супругов». В то время как прежние отцы могли чистить гнезда, кормить птенцов и энергично их защищать, у новых «супругов» такое поведение обнаруживалось крайне редко. Таким образом, эти самцы не вносили сколько-нибудь значительного вклада в заботу о чужом потомстве. Споры относительно интерпретации этих данных рассматриваются в статьях Emlen, 1976, и Power, 1976.

Пауэр (Power, 1975, p. 143) высказал предположение, что «постепенная подготовка гормонального фона, необходимого для осуществления последовательных стадий гнездового поведения у птиц есть, видимо, результат отбора на репродуктивный эгоизм, поскольку она делает редкими альтруистические ошибки». Как мы уже знаем (гл. 12), для того чтобы быстро вызвать материнское поведение у грызунов, нужно создать очень сложный гормональный фон, и осуществить это в эксперименте трудно. Возможно, что эта система тоже призвана обеспечить направленность родительского поведения на своих, а не на чужих детенышей.

Существуют обстоятельства, при которых заботу о детенышах осуществляют не родители, а другие особи. Это было названо «аллопарентальной заботой» (Wilson, 1975). Такие случаи следует понимать как стратегию, повышающую в определенных обстоятельствах совокупную приспособленность. Примером может служить поведение хохлатой сойки (Woolfenden, 1973, 1975). У этих птиц пары образуются на всю жизнь и занимают постоянные участки. Примерно половина пар, бывших объектом наблюдений, пользовалась услугами «помощников», которые вместе с родителями участвовали в охране территории от других соек, в защите от хищников и в кормлении птенцов. Пометив отдельных птиц, Вульфенден обнаружил, что «помощники» обычно бывают родст-

венниками владельцев территории. Таким образом, «помощь» является, видимо, результатом отбора родичей. Помощники способствовали репродуктивному успеху владельцев территории. По данным одного из наблюдений, у пар без помощников приплод составил 1,1 слетка на пару, тогда как у пар с помощниками он достигал 2,1 на пару. Главная причина этого различия — скорее всего защита от хищников (см. также Wilson, 1975).

Забота о детенышах со стороны других особей помимо матери довольно часто встречается у некоторых приматов (Mitchell, 1969; Rowell, 1972; Wilson, 1975; Hrdy, 1976). В этом случае можно указать ряд преимуществ, создаваемых аллопарентальной заботой. Во-первых, в развитии материнского поведения у обезьян большую роль играет индивидуальное научение (см., например, Harlow, Harlow, Suomi, 1971). Возясь с младенцами, молодые самки приобретают опыт, который им пригодится, когда они сами станут матерями. Это может быть выгодно и молодым помощницам, и матерям (в результате отбора родичей). Во-вторых, с точки зрения матери, контакт других особей с детенышем может оказаться полезным в минуту опасности при отсутствии матери; он может способствовать созданию связей, полезных для предотвращения внутригрупповых конфликтов. Кроме того, наличие «няньки» дает матери больше возможностей для сбора корма (Hrdy, 1976).

Поскольку в большинстве обезьяньих сообществ установить отцовство нелегко, здесь трудно и отличить истинно отцовскую заботу от заботы аллопарентальной. Настоящее аллопарентальное поведение, адресованное молодым самкам, может быть основой будущего «супружества» (Ransom, Ransom, 1971) или же действовать как «агонистический буфер», так как присутствие детенышей подавляет агрессивность (Deag, Crook, 1971).

Конфликты между родителями и потомством и родительские воздействия. В классической теории эволюции родительское поведение рассматривалось с точки зрения родителей. Однако Трайверс (Trivers, 1974) заметил, что если во взаимодействиях потомства с родителями рассматривать потомков как *действующих* особей, становится очевидным, что в некоторых случаях интересы родителей и потомков вступают в конфликт. Родитель, действующий для повышения своей приспособленности, обычно распределяет свое внимание равномерно между всеми потомками. Отдельный детеныш, действуя для максимизации собственной приспособленности, требует от родителя больше внимания, чем это было бы оптимально для родителя. При чрезвычайных обстоятельствах может оказаться, что для родителя целесообразно убить одного или двоих потомков, чтобы увеличить шансы на выживание остальных. Здесь опять-таки возникает конфликт между родителями и потомством.

В главе 5 был описан типичный ход развития отношений между родителями и детенышами у млекопитающих. В ранней фазе все взаимодействия начинают родители; в промежуточной фазе взаимодействия могут начинать обе стороны в равной степени, а в конечной фазе большую часть контактов начинают детеныши. Эти переходы отражают постепенные изменения, в ходе которых детеныш, с точки зрения матери, нуждается во все меньшем внимании, однако продолжает настаивать на нем. Так же интерпретируются и конфликты при окончании материнского вскармливания. Представление о конфликте между родителями и потомством позволило Трайверсу удовлетворительно объяснить результаты кратковременного разлучения матерей с детенышами у макаков-резусов (Hinde, Spencer-Booth, 1971).

По Александеру (Alexander, 1974), в конфликте между родителями и потомками в конечном счете должны побеждать родители. Это должно происходить потому, что гены, снижающие суммарную приспособленность матери в результате конкурентных взаимодействий между потомками, не могут распространяться, даже если для данного потомка обладание ими благоприятно. Те гены, что действуют у родителя, будут действовать и у потомков, когда те станут родителями (Williams, 1966). Если у молодой особи произошла мутация, которая обеспечила ей непропорционально бо́льшую часть родительской заботы и тем самым снизила приспособленность родителя, то эти гены будут переданы данной особью ее потомкам, которые в свою очередь будут снижать приспособленность той самой особи, которая была первоначальным носителем мутации. Таким образом, в конечном результате ни одна особь не получит от такого аллеля преимуществ (Alexander, 1974, p. 340).

По мнению Александера, родитель будет обращаться с потомками так, чтобы это максимизировало приспособленность родителя. При этом для него *и для потомства* выгодно, чтобы потомки с таким обращением мирились. К тем воздействиям родителей на потомков, которые в определенных условиях могут быть адаптивными, относятся: 1) ограничение родительской заботы о каждом из потомков тем количеством, при котором все они выживут и будут размножаться; 2) ограничение или прекращение родительской заботы для части выводка, когда ресурсов не хватает для выращивания всех потомков; 3) умерщвление некоторых потомков или скармливание их другим; 4) создание условий, при которых часть потомков будет временно или постоянно стерильной для помощи в гнезде; 5) создание условий, при которых часть потомков останется постоянно стерильными «рабочими» или «солдатами» (Alexander, 1974). Отбор может действовать так, что родители будут изменять соотношение полов в потомстве: с ухудшением состояния матери относительное число самцов будет уменьшаться (Trivers, Willard, 1973).

СОЦИОБИОЛОГИЯ, СИСТЕМЫ РАЗМНОЖЕНИЯ И ОРГАНИЗАЦИЯ СООБЩЕСТВ

В главе 6 мы ознакомились с типами организации сообществ. Теперь мы рассмотрим основные факторы, определяющие эту организацию, с социобиологической точки зрения. Выявление таких факторов — одна из главных целей социобиологического подхода. С точки зрения социобиологии формы общественной организации можно рассматривать как результат действий группы особей, каждая из которых следует такой стратегии выживания и размножения, при которой ее индивидуальная приспособленность будет наибольшей. В случаях, когда жизнь в организованном сообществе повышает уровень приспособленности особей, можно ожидать создания таких сообществ. Они не возникли бы, если бы не повышали приспособленности индивидуумов.

Выгоды и невыгоды общественного образа жизни

Хотя объединение в сообщества дает много преимуществ, у него есть и невыгодные стороны (Wilson, 1972, 1975). Среди «антисоциальных» аспектов филогенетической инерции мы назовем следующие:

1. Ограниченность пищевых ресурсов. Для поддержания жизни большой группы особей нужна большая концентрация таких ресурсов.

2. Влияние на размножение. У видов, живущих большими группами, на одно животное обычно приходится меньше потомков, чем у видов с меньшими группами.

3. Половой отбор. Если половой отбор благоприятствует формированию крупных агрессивных самцов, включение их в организованные сообщества менее вероятно.

4. Опасность инбридинга. Если в сообществе с прочными связями выбор половых партнеров ограничен, то может происходить инбридинг и в результате — снижение уровня приспособленности особей.

5. Подверженность болезням и нападению хищников. Тесное скопление особей облегчает распространение болезней, а при некоторых условиях может повысить риск обнаружения добычи хищниками.

Поскольку сообщества возникали в процессе эволюции неоднократно, очевидно, что существует много факторов, противодействующих таким «антисоциальным» силам и способствующих созданию организованных сообществ (Wilson, 1975; Klopfer, 1974). Среди таких факторов мы назовем следующие:

1. Защита от хищников. Хотя собранных в группу животных хищнику обнаружить легче, они могут организовать ему совместный отпор.

2. *Повышение конкурентной способности.* Подобно тому как группой легче противостоять хищнику, так же можно оттеснять животных других видов, конкурирующих за те же ресурсы.

3. *«Буферность» по отношению к факторам среды.* Животные, объединенные в группу, защищают друг друга от таких внешних влияний, как, например, ветер или распространение вредных веществ.

4. *Повышение эффективности питания.* Оно может быть результатом взаимообучения соответствующим навыкам или кооперации в добывании пищи.

5. *Проникновение в новые экологические ниши.* Объединение особей может иногда способствовать проникновению животных в новые местообитания или изменению образа жизни.

6. *Повышение эффективности размножения.* Животным, объединенным в группы, легче найти партнеров и синхронизировать размножение.

7. *Повышение выживаемости детенышей.* При жизни в группе легче обеспечить выживание потомства, чем при одиночном образе жизни.

8. *Бóльшая стабильность популяций.* Жизнь сообществами может способствовать повышению индивидуальной приспособленности особей благодаря тому, что размер популяции остается в пределах, приемлемых для данного местообитания.

9. *Изменение окружающей среды.* Крупные группы могут изменять среду своим присутствием или поведением (создание построек, регулирование температуры среды, влияние на характер растительности и т. п.).

Эволюция общественного поведения у насекомых

Пожалуй, самым поразительным примером эволюции общественного поведения и размножения (см. гл. 6) служат около 24 000 видов подлинно общественных (эусоциальных) насекомых. В определении принадлежности к настоящим общественным насекомым главный признак — это наличие касты стерильных рабочих особей. В таких сообществах есть особи, которые отказались от своей способности к размножению ради возможности помочь в процессе размножения своей матери — «царице», или матке. Если организация сообществ возникла как способ максимизации приспособленности отдельных особей, то как объяснить полную потерю способности к размножению — признак, казалось бы, находящийся в полном противоречии с приспособленностью? Относительно главных факторов эволюции сообществ у насекомых нет единого мнения. Были предложены три основные гипотезы (West Eberhard, 1975), которые мы сейчас рассмотрим.

Гипотеза гаплодиплоидии. Эта гипотеза возникла на основе

теории отбора родичей, развиваемой Гамильтоном (Hamilton, 1964). Согласно этой гипотезе, каждая особь может повысить свою совокупную приспособленность путем увеличения приспособленности своих близких родственников. Это увеличение убывает с уменьшением степени родства. Уникальная особенность тех перепончатокрылых (муравьев, пчел, ос), для которых наиболее характерна эусоциальность, — это *гаплодиплоидия.* У позвоночных все клетки, за исключением гамет, диплоидны (т. е. имеют двойной набор хромосом). В отличие от этого у перепончатокрылых (Hymenoptera) из оплодотворенных яиц развиваются только самки, и диплоидны только они. Самцы развиваются из неоплодотворенных яиц и имеют гаплоидный набор хромосом. Нередко матки спариваются только с одним самцом.

В результате столь необычных условий степень родства особей в сообществах Hymenoptera претерпевает очень важные изменения. Самка, у которой половина генов одинакова с генами ее отца, матери и потомков, имеет со своими сестрами $^3/_4$ общих генов, а с братьями — $^1/_4$. И вот Гамильтон рассуждает следующим образом: ввиду таких генетических соотношений самка будет больше способствовать росту своей приспособленности, если будет помогать матери выращивать сестер, с которыми у нее $^3/_4$ общих генов, чем производить собственное потомство, у которого с ней будет общей только половина генов. Этот простой вывод очень важен, и из него вытекают далеко идущие следствия. Подобная особенность генетической системы позволяет сделать несколько предсказаний. Так, например, сочетая теорию отбора родичей с теорией Фишера о соотношении полов, Трайверс и Хэр (Trivers, Hare, 1976) смогли предсказать соотношение полов у многих насекомых, живущих в разных условиях, и фактические данные согласуются с этими предсказаниями. Однако против теории отбора родичей как единственного объяснения эволюции эусоциальности был выдвинут ряд возражений (West, Eberhard, 1975; Alexander, 1974).

Гипотеза мутуализма. По мнению Миченера (см., например, Lin, Michener, 1972), гипотеза гаплодиплоидии сама по себе недостаточна для объяснения эволюции эусоциальности. Он предложил иную, нежели Гамильтон, последовательность эволюционных событий (которую он назвал «полусоциальным» путем в отличие от «субсоциального»). Миченер подчеркивает, что преимущество жизни в группе с родственными или неродственными особями состоит в совместной защите от паразитов и хищников. Поскольку у Hymenoptera такие группы существуют, возможно, что это и есть те преадаптации, из которых в процессе эволюции возникла эусоциальность. Если это так, то главным в этой эволюции был *мутуализм,* или кооперация особей.

Гипотеза материнского контроля. Александер (Alexander, 1974) считает, что эволюция эусоциальности — это пример родительских

воздействий, вроде тех, о которых говорилось выше. По его мнению, матка «использует» некоторых из своих потомков как помощников в выращивании других, что сходно с тем, как у млекопитающих происходит резорбция части эмбрионов для питания оставшихся. Мать принимает такую стратегию, при которой часть производимого ею потомства появляется на свет только ради благополучия других потомков; эти последние будут иметь максимальную приспособленность и в конечном счете будут повышать приспособленность матери.

Синтез. Все эти гипотезы были предложены сравнительно недавно и еще обсуждаются. Поэтому трудно выбрать какую-то одну из них (если такой выбор действительно необходим). Ситуацию хорошо охарактеризовал Вест Эберхард (West Eberhard, 1975, p. 29):

«Как я уже старался показать, вполне возможно, что гамильтоновский отбор родичей, мутуализм Миченера и родительские взаимодействия Александера одновременно или последовательно способствовали эволюции, приведшей к созданию стерильной касты. Попытки делать обобщения, основываясь целиком на одной идее и исключая другие, представляются бесплодными (хотя при обсуждении какого-нибудь хорошо изученного случая это может оказаться необходимым)».

Системы размножения у птиц

В сезон размножения у птиц наблюдаются различные стратегии организации. Условия, при которых они возникают, должны быть понятны с позиций социобиологии. При *моногамии* самец и самка образуют пару по меньшей мере на один сезон, а иногда и на всю жизнь. *Полигамия* — это общий термин, включающий случаи, когда одна особь спаривается более чем с одной особью другого пола. При *полигинии* один самец спаривается с несколькими самками, а при *полиандрии* одна самка — с несколькими самцами.

Огромное большинство птиц — моногамы. По-видимому, моногамия служит адаптацией к условиям, когда пара птиц успешнее охраняет территорию и обеспечивает птенцов пищей, чем одна мать. Иногда у птиц встречаются и полигамные сообщества, чаще всего с одним самцом и несколькими самками на определенной территории. Вернер и Уилсон (Verner, Willson, 1966) отметили полигинию или промискуитет у 14 из 291 вида воробьиных птиц Северной Америки. Орианс (Orians, 1969) предложил модель, объясняющую эволюционную выработку разных типов организации размножения у птиц. В основе этой модели лежит рассмотренное выше представление о том, что самка стремится максимизировать свою приспособленность, спариваясь с самцом, который и генетически приспособлен, и владеет территорией с достаточными ресурсами для прокормления птенцов.

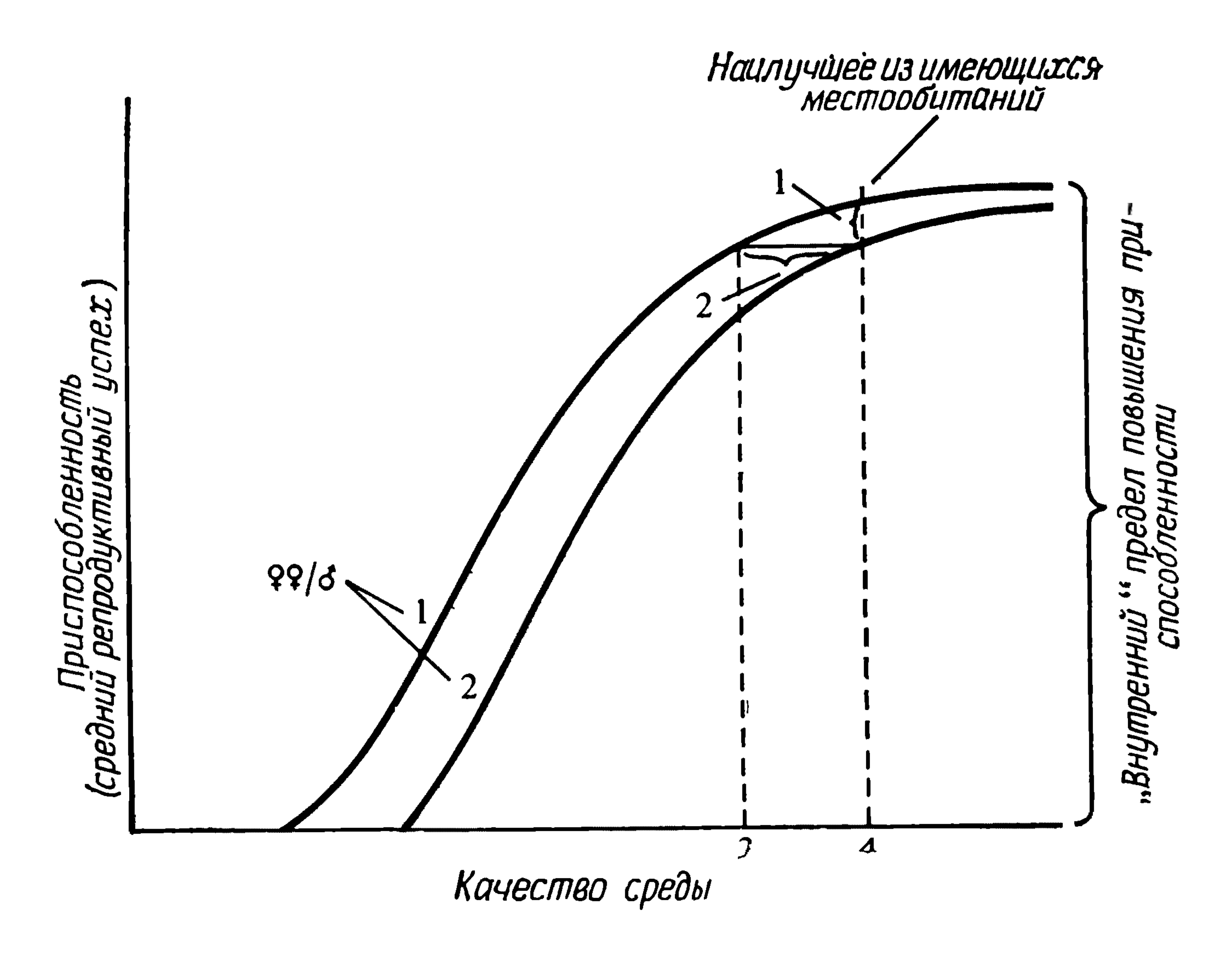


Рис. 15.1. Графическая модель условий, необходимых для эволюционной выработки полигинии у птиц. (Orians, 1969.)

Предполагается, что средний репродуктивный успех коррелирует с качеством среды. Самки выбирают самца с учетом того, образовала ли с ним пару другая самка, и с учетом качества территории. Расстояние *1* — различие в приспособленности между самками в моногамных и в дигамных союзах при одинаковых условиях среды; расстояние *2* — «порог полигинии», т. е. то минимальное различие в качестве местообитаний, при котором самка начинает предпочитать бигамные союзы.

В сущности, успех размножения связан с «качеством» среды, в которых обитают данные животные. Таким образом, самка должна спариваться с самцом, который имеет лучшую территорию. Если, однако, с таким самцом спаривается несколько самок, относительные ресурсы территории уменьшатся. Тогда придется учитывать и качество местообитания, и число самок, уже связанных с владельцем территории. Самка выберет самца, уже имеющего супругу, только в том случае, если выгода, связанная с жизнью на лучшей территории, перевешивает тот минус, что она на этой территории будет уже второй самкой. Таким образом, существует лишь ограниченный круг условий, при которых может возникнуть полигиния. Эти соотношения представлены графически на рис. 15.1. Исходя из описанной модели и учитывая ряд дополнительных факторов, Ориансе (Orians, 1969) сделал несколько предсказаний относительно условий, в которых должны существовать определенные системы размножения. Некоторые из этих предсказаний приводятся ниже.

1. Полиандрия должна встречаться редко. Это следует из рассмотрения родительских вкладов, о которых говорилось выше.

2. Моногамия должна быть редкой у млекопитающих, но весьма обычной у птиц. Так как у млекопитающих только самки обладают молочными железами, самец обречен на второстепенную роль в уходе за потомством. Напротив, у птиц самец в этом столь же компетентен, как и самка (если не говорить о самой откладке яиц), и ему поэтому легче играть более активную роль в заботе о птенцах, что для моногамии очень важно.

3. У выводковых птиц полигиния должна была возникать в эволюции чаще, чем у птенцовых. Поскольку молодые птенцы выводковых птиц начинают сами отыскивать пищу в более раннем возрасте, они в меньшей степени, чем птенцовые, нуждаются в длительной заботе обоих родителей.

4. У птиц птенцовых видов, гнездящихся на болотах, возникновение полигинии более вероятно. Это предсказание основывается на том, что на болотах в различных участках ресурсы весьма разнообразны и поэтому молодым особям не грозит истощение запасов такой пищи, как, например, насекомые.

Как и все хорошие модели и теории, эта модель доступна для проверки. Например, Кэри и Нолан (Corey, Nolan, 1975), опираясь на модель Вернера и Уилсона и модель Орианса, предсказали существование полигинии у синей овсянки. Это предсказание подтвердилось: оказалось, что самки, спаривавшиеся с самцами-полигамами, выводили такое же число птенцов, что и самки из моногамных пар.

Экологические корреляты организации сообществ у млекопитающих

Типы сообществ очень разнообразны. Они варьируют от моногамии до промискуитета и от одиночного образа жизни до существования большими группами (см. Eisenberg, 1965). Некоторые типы организации сообществ рассматривались в гл. 6. Экологические корреляты организации сообществ у млекопитающих исключительно сложны. Суммировать весь ряд факторов, влияющих на величину группы и характер внутригрупповых взаимоотношений, не просто. Особенности организации сообщества часто непостоянны даже у одного вида — они могут зависеть от локальных различий в местообитании, от времени года и т. д. Задача определения экологических коррелятов и непосредственных «движущих сил» организации сообществ у млекопитающих — трудное испытание для теоретической социобиологии.

Для объяснения многообразия и изменчивости сообществ у млекопитающих многочисленные авторы предлагали модели разной степени сложности. В большинстве моделей главную роль играют два фактора: *распределение ресурсов* и *давление со стороны хищников*. Наличие достаточных ресурсов совершенно необходимо

для образования больших групп. В большинстве случаев у травоядных, пасущихся на равнинах, могут формироваться большие группы, которые сравнительно мало угрожают сохранению пищевых ресурсов. Напротив, виды, находящиеся на вершине пищевой цепи (идущей от растений к травоядным, затем к хищникам и ко «вторичным» хищникам), при подобной плотности существовать не могут. Такие хищники, как волк и крупные кошки, часто проходят большие расстояния, прежде чем найдут добычу.

Угроза нападения хищника — второй важный фактор, определяющий размер группы. Как общее правило, большим группам легче справляться с хищниками, чем малым. Таким образом, давление со стороны хищников и распределение пищевых и иных ресурсов совместно определяют оптимальную величину группы. Можно ожидать, например, что число самцов в группе будет варьировать в зависимости от обоих этих факторов. Осеменение самок не требует ни большого числа самцов, ни постоянного их присутствия в группе. Поэтому в случаях, когда это диктуется распределением ресурсов, число самцов в группе может быть уменьшено. Поскольку, однако, самцы обычно крупнее и сильнее самок, они особенно хорошо приспособлены для защиты стада от хищников. Поэтому можно ожидать, что в областях с большим давлением со стороны хищников в группах будет больше самцов. Сильно упрощая дело, можно сказать, что самцы зарабатывают право на свою долю ресурсов, обеспечивая защиту всей группы от хищников (или иными способами).

Можно проиллюстрировать эти общие принципы и лучше понять их сильные и слабые стороны, если рассмотреть экологические корреляты общественной организации у нескольких отдельных видов млекопитающих.

Bovidae (бычьи) — это одно из семейств отряда парнокопытных, к которому относятся также антилопы, дукеры, овцы и козы. Эстес (Estes, 1974) проанализировал характер организации сообществ примерно у 70 видов африканских представителей семейства Bovidae. Из них 29 оказались живущими одиночно, а 41 — стадными. Эстес нашел, что виды, обитающие в открытых местностях, обычно живут стадами, имеют крупные размеры и развитые рога. Они подвижны и склонны спасаться от врагов бегством. Такие животные обычно питаются травой и хорошо заметны. Напротив, виды, обитающие в укрытых местах, как правило, встречаются поодиночке, некрупны, ведут оседлый образ жизни, имеют покровительственную окраску и питаются листвой и побегами. У них чаще всего простые по форме рога, и от опасности они прячутся. Жизнь на открытых пространствах и у Bovidae, и у других млекопитающих обычно связана с большим давлением со стороны хищников и с увеличением размера группы. Эстес отметил, что, если одиночным представителям Bovidae случается оказаться на открытой равнине, они стараются держаться ближе друг к другу.

Возможно, что такое поведение было эволюционным предшественником организации стада.

Луговые собачки. Чернохвостые луговые собачки — это грызуны семейства беличьих, живущие на северных равнинах США (рис. 15.2). Их колонии («towns») могут насчитывать до 1000 особей, однако они подразделяются на меньшие группы («wards») и, наконец, еще меньшие («coteries») (King, 1955, 1959; Smith W. J. et al., 1973). Структура общественных отношений внутри котериев и между ними далеко превосходит все, что встречается у других беличьих. У луговых собачек эволюция сообществ с большим числом членов и сложной структурой представляет собой, по-видимому, адаптацию к жизни на открытых равнинах.

Валлаби. Валлаби — сумчатые из группы кенгуру. Это, по-видимому, наиболее общественные из сумчатых. Они живут на открытых пространствах в непрочно спаянных группах, насчитывающих от 30 до 50 членов (Kaufmann, 1974a, b). Стаи организованы по принципу иерархии доминирования и подчинения между половозрелыми и неполовозрелыми животными. Образование групп у сумчатых и у равнинных копытных представляет собой, видимо,



Рис. 15.2. Луговая собачка. (Фото автора.)

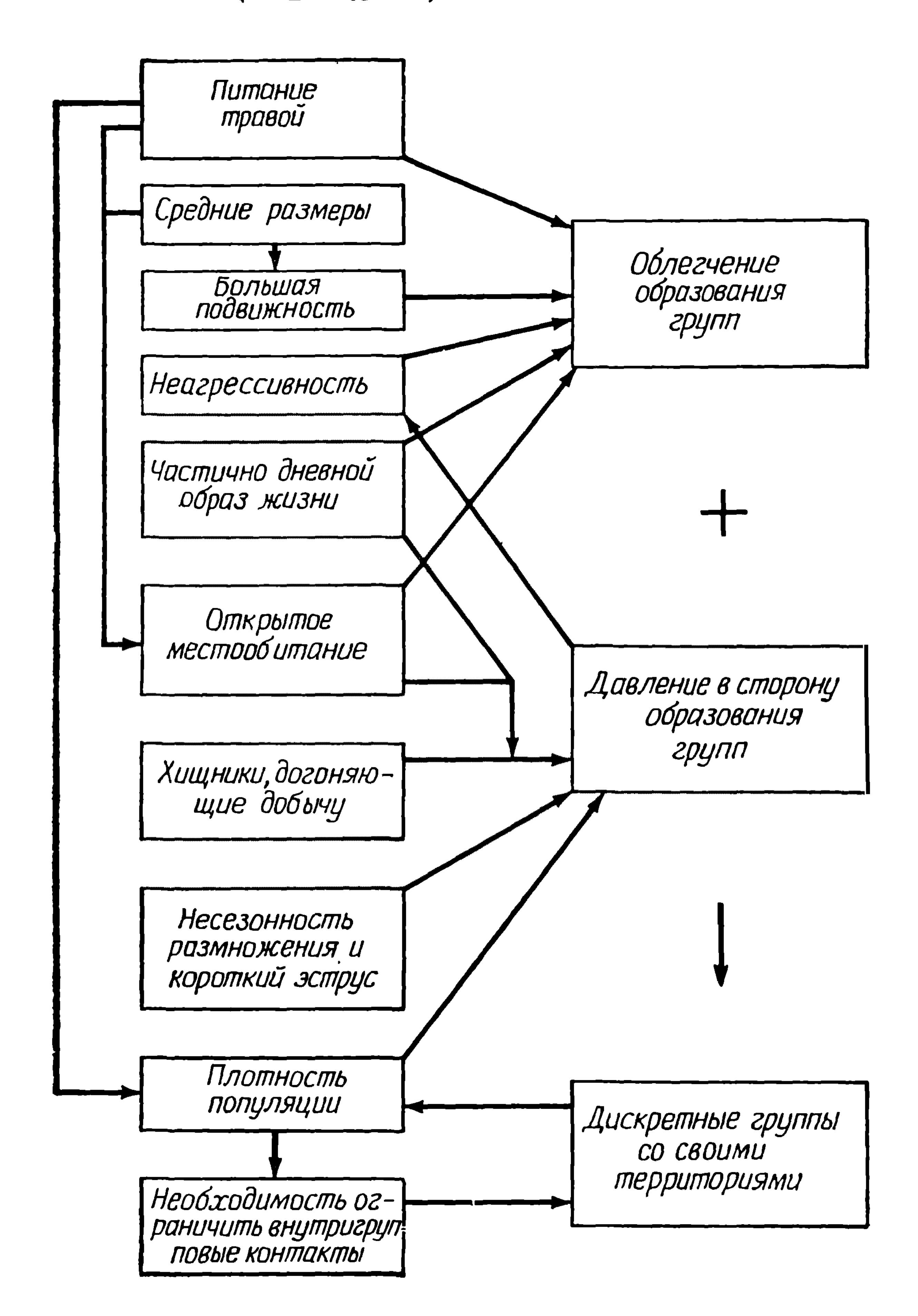


Рис. 15.3. Схема некоторых поведенческих и экологических факторов, определяющих структуру сообщества у валлаби. (Kaufmann, 1974a.)

результат конвергентной адаптации. По мере перехода групп к пастьбе на открытых местностях группы увеличиваются и делаются более социальными. Взаимодействие таких факторов, как характер питания, дневной образ жизни, наличие хищников и другие, создают сложную картину организации сообщества (рис. 15.3).

Викуньи. Викуньи — это представители семейства верблюдов, живущие в южноамериканских Андах. Структура сообщества у них интересна и кое в чем атипична, так как самцы защищают территорию и содержат гаремы в течение всего года, а не только в короткий период размножения (Koford, 1957; Franklin, 1974).

У группы есть две территории, одна из которых — место для сна, а другая — для кормления. Каждое утро самец, самки и молодые особи переходят со спальной территории по «нейтральному коридору» на территорию кормовую. Все питание, сон и размножение происходят на участках данной группы. Поскольку «территориальный» самец определяет расположение, границы и размер территории, а также регулирует состав группы, он играет важнейшую роль в сообществе. Нетерриториальные самцы объединяются в самцовые группы.

Структура сообщества викуний, по-видимому, приспособлена к ограниченному количеству пищи в условиях горной местности. Защищая кормовую территорию, самец и его группа обеспечивают ресурсы, необходимые для их выживания и размножения. Как можно было ожидать, территория бывает тем больше, чем скуднее на ней растительность.

Сурки. Это род грызунов семейства Sciuridae, занимающих в США много различных местообитаний. С помощью метода адаптивной корреляции можно найти связь различий в экологии и в структуре сообществ у сурков разных видов (Armitage, 1969; Barash, 1973a, b). У олимпийского сурка штата Вашингтон связи зверьков в сообществах более прочны и животные менее агрессивны, чем в сообществах желтобрюхого сурка Скалистых гор, который в свою очередь более социален, чем лесной североамериканский сурок. Бараш считает, что на характер сообщества очень сильно влияет прогрессивное укорочение периода вегетации в местах обитания этих трех видов. Этому укорочению сопутствуют: 1) пропорциональное уменьшение скорости роста животных, 2) уменьшение частоты размножения, 3) увеличение возраста, в котором животные расселяются, 4) более позднее наступление половой зрелости и 5) повышение степени социальности. Андерсен и др. (Andersen et al., 1976) считают, что эволюция строения сообществ у сурков происходила под более сложным давлением отбора, чем это полагает Бараш.

Приматы. У разных видов приматов различно и строение сообществ. Саутвик и Сиддики (Southwick, Siddiqi, 1974) выделяют шесть ступеней группировки особей — от одиночного образа жизни и моногамных пар до диффузных групп; они уже были описаны в главе 6. Делалось много попыток связать эти вариации в структуре сообществ с экологическими переменными (см., например, Crook, Gartlan, 1966; Jolly, 1972; Eisenberg, Muckenhirn, Rudran, 1972; Wilson, 1975).

У приматов, так же как и в других группах млекопитающих, главными определяющими причинами организации сообществ были, по-видимому, давление со стороны хищников и характер распределения пищевых ресурсов. Группа со многими самцами — это, видимо, специализированный вид сообщества, возникший как адаптация к наземному питанию у приматов средних размеров. У дре-

весных видов, питающихся в основном плодами и листьями, преобладают группы с одним самцом или с несколькими самцами, различающимися по возрасту. В частности, дневной древесный образ жизни и питание листьями, видимо, коррелируют с тенденцией к группировкам односамцового типа с небольшими территориями и применением хоровых криков для разделения групп в пространстве (Eisenberg et al., 1972).

Особое внимание уделялось изучению экологических коррелятов организации сообщества у павианов (см., например, Kummer, 1971; Altmann, 1974). Желтые павианы живут обычно в довольно открытой местности, где деревья встречаются, но доминирует травяной покров. Их группы сравнительно велики. В заповеднике Амбозели в Кении группа состоит в среднем из 14,8 взрослых самцов, 16,5 взрослых самок, 12,7 подростков и 10,5 детенышей-сосунков (Altmann, 1974). Эти группы относительно постоянны, а размножение характеризуется случайным скрещиванием.

Павианы-гамадрилы живут в эфиопских пустынях, в исключительно суровых для обезьян условиях. Элементарная единица сообщества у них — группа с одним самцом, члены которой кормятся в течение дня вместе. На ночь такие группы объединяются на определенной скале, образуя стаю. Состав таких стай относительно постоянен. Иногда несколько стай могут временно объединяться в еще большую группу. Гелады — обитатели горных лугов Эфиопии — также формируют стада из групп с одним самцом. С утра они пасутся вместе, а во второй половине дня стадо распадается на гаремы.

Куммер (Kummer, 1971) дал превосходный обзор применения метода адаптивной корреляции к изучению структуры сообществ у павианов. Альтман (Altmann, 1974) уточнил этот анализ и сформулировал достаточно сложный комплекс из 11 принципов, определяющих организацию сообщества у павианов. Основу этих принципов составляют распределение пищевых ресурсов и давление со стороны хищников. Желтые павианы добывают себе пищу относительно легко, а давление со стороны крупных хищников на них значительно. Существование многосамцовых групп у них обеспечено пищевыми ресурсами и выгодно как защита от хищников. Напротив, в областях со скудными ресурсами давление со стороны хищников слабее. В таких условиях обычно встречаются группы с одним самцом.

Губаны. Пожалуй, дальше всего в регуляции соотношения полов и числа взрослых самцов зашли губаны *Labroides dimidiatus* (Robertson, 1972). У этих рыб основную единицу сообщества образует самец с гаремом из трех — шести самок и нескольких неполовозрелых рыбок, которые все живут на территории самца. Более крупные особи доминируют над более мелкими. После смерти самца у доминантной самки происходит инверсия пола, и она начинает функционировать как доминантный самец. Таким обра-

зом, в каждом гареме доминантный самец активно подавляет инверсию пола у подчиненных самок.

При такой системе генотип самца подвергается наибольшей рекомбинации, поскольку он регулярно оплодотворяет икру всех самок группы, тогда как икра самки оплодотворяется в первую очередь доминантным самцом. Генотип самца может быть наилучшим образом приспособлен к данным условиям, так как в самца превращается старшая и наиболее доминантная самка группы.

КРАТКИЕ ВЫВОДЫ

Социобиология основана на стремлении использовать данные эволюционной и популяционной биологии при изучении проблем, касающихся стратегии размножения и особенностей организации сообществ. Краеугольные камни социобиологии — это понятие генетической приспособленности, представление об отборе, действующем на отдельные особи, концепции совокупной приспособленности, отбора родичей, альтруизма и реципрокного альтруизма.

Различные стратегии размножения можно рассматривать как попытки особей максимизировать свою приспособленность в различных экологических условиях. Эти стратегии связаны с такими факторами, как вклад родителей в выращивание потомства, выбор самцов самками, конфликт между родителями и потомками и воздействия родителей.

Формы организации сообществ возникают как результат такого объединения особей, при котором максимизируется их индивидуальная приспособленность. Различные типы организации формируются в ответ на давление экологических факторов, что можно видеть на примере эволюции общественного поведения насекомых, размножения у птиц, экологических коррелятов организации сообществ у млекопитающих и инверсии пола у рыб-губанов.

Часть седьмая

НАУЧЕНИЕ: СИНТЕЗ

Рассмотреть процессы научения — трудная задача для того, кто пытается рационально организовать материал в обзоре исследований, касающихся поведения животных. Научение можно рассматривать в чисто описательном плане, как критический аспект развития, как один из важных механизмов регуляции поведения, как продукт эволюционной истории или как адаптацию. В зависимости от желаемого акцента материал по научению может быть помещен в любой из основных разделов такой книги, как наша. Его можно было бы также распределить по всем отделам. Мы избрали третий путь: проблеме научения посвящена специальная часть книги. Мы попытаемся ознакомить читателя со всеми указанными аспектами этой проблемы. Структурная схема книги (наблюдение и описание, далее — вопросы развития, механизмов, эволюции и функции) создает подходящую основу для рассмотрения работ, касающихся научения. Использование этой схемы для изложения столь сложного предмета может еще раз продемонстрировать ее полезность.

В главе 16 будут описаны различные формы научения, онтогенез научения и способности к нему, а также связанные с ним механизмы. Глава 17 посвящена эволюции научения и обучаемости; здесь же мы рассмотрим адаптивную роль форм поведения, приобретаемых в результате научения.

Глава 16

НАУЧЕНИЕ: ОПИСАТЕЛЬНЫЙ АСПЕКТ, РАЗВИТИЕ, МЕХАНИЗМЫ

В начале этой главы мы рассмотрим смысл самого понятия «научение». Затем будут охарактеризованы различные формы этого феномена, изученные у животных. Здесь мы опишем ряд типичных экспериментов и познакомим читателя с основными явлениями, с которыми приходится иметь дело, исследуя процессы

научения. После этого мы перейдем к онтогенезу научения и природе механизмов, лежащих в его основе. Цель этой главы — создать прочный фундамент для изложения материала главы 17.

Описание основных методов и парадигм, используемых при исследовании научения, будет по необходимости кратким. Для более полного ознакомления читатель может обратиться к руководству по психологии научения (например, Mackintosh, 1974; Hulse et al., 1975; Тарру, 1975).

ОПРЕДЕЛЕНИЕ

Мы будем относить к «научению» довольно широкий круг модификаций поведения. Как и термин «агрессия», понятие «научение» заимствовано в слегка видоизмененной форме из повседневной речи. Полезно будет в качестве плана в очень общей форме рассмотреть природу обсуждаемого материала. Есть много (особенно у беспозвоночных) таких модификаций поведения, которые можно классифицировать либо как научение, либо как что-то иное, в зависимости от того, как мы определим «научение». Поэтому мы кратко рассмотрим некоторые сложности, с которыми приходится сталкиваться при определении этого понятия. Более детальное обсуждение проблемы читатель найдет в других работах (Kimble, 1961; Dyal, Corning, 1973; Miller, 1967; Jensen, 1970).

Главный недостаток существующих определений — то, что они обычно слишком широки (т. е. включают явления, которые трудно рассматривать как приобретенные) или слишком узки (т. е. не включают ряд явлений, которые явно следует считать приобретенными). Мы предпочитаем первое из этих двух отклонений и будем рассматривать научение в очень широком смысле — как такую модификацию поведения, которая возникает в результате индивидуального опыта (practice). Рассмотрим некоторые проблемы, связанные с определением интересующего нас понятия.

Изменение в поведении

В результате научения в поведении что-то изменяется. Во-первых, могут появиться новые для данного организма поведенческие акты; во-вторых, возможно изменение в связи между стимулом и реакцией, так что последняя будет вызываться стимулом, ранее с ней не связанным, и, наконец, в-третьих, возможно изменение вероятности или формы ответа, который возникал раньше в данной ситуации.

Необходимо отличать научение от выполнения (реализации) приобретенной реакции (performance). Вполне возможно, что в организме произойдет какое-то изменение, создающее потенциальную основу для модификации поведения, но что оно никогда не проявится во внешних действиях. Поэтому Кимбл (Kimble,

1961) считает, что научение — это изменение скорее *в потенциальных возможностях поведения,* чем в самом поведении. Поскольку мы можем обнаружить научение только при наличии какой-то модификации поведения, мы будем продолжать говорить о нем как об изменении в поведении. Однако нужно помнить, что возможны изменения в потенциальной основе поведения, которые могут не восприниматься как случай научения при данных условиях опыта, но могли бы проявиться как научение в других условиях.

Согласно многим этологам (например, Thorpe, 1963), научение представляет собой *адаптивное* изменение поведения. Адаптивность не входит в определение, принятое нами. Есть много случаев, когда специфические изменения в поведении происходят несмотря на то, что они для организма не адаптивны. Не во всех случаях поведение «усовершенствуется». Хотя способность изменять поведение и процессы, лежащие в основе такого изменения, в конечном счете адаптивны, адаптивность не должна быть обязательным условием для признания данной модификации результатом научения в частных случаях.

Многие рассматривают как научение лишь *относительно стойкие* изменения в поведении. Миллер (Miller, 1967) полагает, что модификация должна сохраняться дни или недели, а не секунды и минуты, чтобы ее можно было расценить как «настоящее» научение. Преимущество такого ограничения в том, что оно позволяет исключить, например, сдвиги в поведении, обусловленные изменением мотивации, сенсорной адаптацией или утомлением. Стойкость — это, конечно, важная особенность многих результатов научения у позвоночных. Однако у беспозвоночных во многих случаях модификации поведения могут сохраняться лишь считанные минуты. Было бы нецелесообразно исключать такие изменения из сферы приобретенных реакций только потому, что они не соответствуют временной шкале, характерной для млекопитающих.

Природа индивидуального опыта

Указывая, что модификация поведения должна быть результатом индивидуального опыта, а не просто каких-либо изменений в организме, мы пытаемся исключить изменения, обусловленные созреванием, старением, повреждениями и различными физиологическими факторами.

Кимбл (Kimble, 1969) указывал, что индивидуальный опыт должен включать *подкрепление.* Но поскольку определение последнего термина само связано с рядом трудностей, такое требование, пожалуй, скорее усложняет, чем разъясняет вопрос.

Признав широту нашего определения, целесообразно будет рассматривать «научение» просто как общий термин, позволяющий нам объединить некоторую группу разнообразных явлений, имеющих нечто общее.

ФОРМЫ НАУЧЕНИЯ

При исследовании научения применяются разнообразные методы. Далее мы рассмотрим некоторые из них. Описание различных форм научения аналогично наблюдению и описанию, служащему отправной точкой для анализа всех форм поведения животных (Tinbergen, 1963a; см. также гл. 1). Многие разграничения между различными «формами» научения определяются различиями в используемых методах. Применение разных методов не обязательно означает, что в основе соответствующих форм научения лежат разные процессы. Таких процессов может быть много, два или только один.

Привыкание

Привыкание, или габитуацию, можно определить как снижение вероятности или амплитуды реакции, происходящее при неоднократном повторении вызывающего ее раздражителя. В превосходном обзоре, посвященном привыканию, Томпсон и Спенсер (Thompson, Spencer, 1966) привели 9 особенностей этого феномена, которые проявляются в большинстве изученных случаев. Мы рассмотрим некоторые из них. Если после повторного применения стимула и привыкания к нему этот стимул больше не предъявляется, то реакция имеет тенденцию возобновляться при новом воздействии стимула. В определенных пределах можно утверждать, что чем дольше стимул отсутствовал, тем более вероятно, что он снова вызовет первоначальную реакцию. Это явление называется *спонтанным восстановлением*. Для восстановления может требоваться от нескольких минут до нескольких дней, в зависимости от условий. Если проводится повторный ряд сеансов по выработке привыкания и проб на спонтанное восстановление, скорость привыкания прогрессивно увеличивается (*потенциация привыкания*). Привыкание к данному стимулу распространяется и на другие сходные стимулы (*генерализация*). Если, например, у животного происходит привыкание к тону данной частоты, то весьма вероятно, что и ответы на тоны близкой частоты тоже будут ослабевать. Чем меньше сходство этих новых тонов с первоначальным, тем менее будет выражена генерализация. Наконец, применение совсем нового (обычно очень интенсивного) стимула приводит к внезапному восстановлению исчезнувшей реакции (растормаживание, или *дегабитуация*). Разумеется, уменьшение ответа можно считать истинным привыканием только в том случае, когда оно обусловлено изменениями в центральной нервной системе, а не адаптацией сенсорных органов или утомлением эффекторов.

Когда на жабры мечехвоста направляют струю воздуха, он отвечает движением тельсона (концевой части брюшка). Лэхью и др. (Lahue et al., 1975) изучили особенности габитуации этого

рефлекса, регистрируя электрофизиологическим методом движения брюшка. Они обнаружили отчетливый эффект привыкания при повторном воздействии струи воздуха на жабры. Если на то же место направляли струю физиологического раствора, рефлекс восстанавливался (дегабитуация). Когда раздражитель не применяли в течение часа, уровень реактивности становился нормальным (спонтанное восстановление). Потенциация привыкания наблюдалась приблизительно через 2 часа. При приложении стимула к другим областям тела генерализации не наблюдалось. Лоуган (Logan, 1975) наблюдал габитуацию рефлекторного сокращения тела у актинии при раздражении струей воды. Ратнер и Джилпин (Ratner, Gilpin, 1974) изучали привыкание и сохранение реакции на струю воздуха у нормальных и децеребрированных дождевых червей.

Классический условный рефлекс

При исследовании ассоциативного научения применяют два основных метода — выработку классических и выработку инструментальных условных рефлексов. Различие между этими двумя методами очень простое. При выработке классического условного рефлекса последовательность событий в опыте никак не зависит от поведения животного. Что бы животное ни делало, ход событий установлен либо экспериментатором, либо аппаратурой, действующей по определенной программе. В отличие от этого при инструментальном научении поведение животного служит одним из важных факторов, определяющих ход событий. Обычно процедура инструментального обучения состоит в том, что подкрепление или наказание подаются или устраняются при определенной реакции животного — «правильной» или «неправильной» (Kimble, 1961).

При выработке классического условного рефлекса типичный опыт начинается со стимула (безусловного, БС), который вызывает совершенно определенный ответ (безусловный рефлекс, БР). Затем на протяжении ряда проб почти одновременно с БС предъявляют второй стимул, который, как правило, не вызывает БР (потенциальный условный стимул, УС). В результате повторяющегося сочетания УС и БС появляется условный рефлекс (УР), который вызывается условным стимулом. УР подобен, но не обязательно идентичен БР Выработка УР наиболее эффективна, если УС каждый раз подается несколько раньше БС. Классический пример образования такого условного рефлекса — рефлекс слюноотделения у собак (см., например, Павлов, 1927). В начале опыта предъявление мясного порошка (БС) вызывает у собаки выделение слюны (БР), тогда как действие звука (УС) его не вызывает. После ряда повторных сочетаний, в которых звук появляется раньше, чем мясо, звук начинает вызывать слюноотделение (УР). Если после образования УР предъявлять УС без БС, то в конце

концов он перестанет вызывать УР. Это называется *угашением* УР.

Нужно отметить, что условные и безусловные рефлексы составляют только малую долю всего поведения животных в эксперименте. Собака в опыте по методике Павлова может смотреть на источник звука или кормушку, поворачивать голову и туловище, жевать и облизываться (Zener, 1937).

Большую дискуссию вызывает проблема чистого контроля для демонстрации классического научения. Главная трудность состоит в том, чтобы отделить случаи истинного научения от псевдонаучения или сенситизации. *Псевдонаучение* — это усиление ответа на ранее неэффективный раздражитель в результате повторного его возникновения при действии другого стимула, с которым он не сочетался. Так, если бы происходило псевдонаучение, то звук в опыте павловского типа начинал бы приводить к появлению слюноотделения после слюнного рефлекса, повторно вызываемого мясным порошком, даже если бы звук и корм никогда не сочетались. *Сенситизация* состоит в увеличении силы ответа, первоначально вызывавшегося УС, в результате сочетания последнего с БС и БР. Она отличается от классического условного рефлекса тем, что здесь усиливается ответ, специфичный для УС, а не для БС. В ситуации выработки слюноотделительного УР сенситизация была бы продемонстрирована, если бы в результате процедуры опыта усиливался какой-то ответ на звук. Хотя псевдообучение и сенситизацию часто рассматривают только как осложнения, которые необходимо контролировать, Дайэл и Корнинг (Dyal, Corning, 1973) подчеркивали, что это интересные и важные явления, заслуживающие самостоятельного изучения.

В качестве контроля при выработке классических условных рефлексов экспериментаторы часто используют изолированные предъявления 1) только УС, 2) только БС, 3) УС и БС *независимо* друг от друга, 4) УС и БС *одновременно* и 5) БС *до* УС. Кроме того, можно использовать выработку дифференцировки. В этом случае многократно предъявляются два УС, но только один из них сочетается с БС. Обычно только на этот последний и вырабатывается условный рефлекс. Рескорла (Rescorla, 1967) доказывал, что ни одна из этих процедур не является адекватным контролем, и предлагал использовать *истинно случайную группу* стимулов, в которой появление каждого из пары стимулов было бы непредсказуемым (например, БС мог бы случайно следовать за УС и т. п.). Зелигман (Seligman, 1969) усматривал трудности даже при использовании чисто случайного порядка стимулов.

Пример выработки классического условного рефлекса в литературе по сравнительной физиологии можно найти в исследованиях на плоских червях (планариях) (см., например, Jacobson et al., 1967). Условным стимулом в работе Джекобсона и его сотрудников были либо вибрация, либо свет, а безусловным — элек-

трический удар. Безусловным и условным рефлексами были повороты или сокращения тела. УС (свет) включали на 3 с, а БС (электрораздражение) — так, чтобы его действие совпадало с последней секундой действия УС. Условными реакциями считались повороты или сокращения, происходящие в первые две секунды предъявления УС (т. е. до подачи БС). Авторы обнаружили у планарий способность к выработке классических условных реакций, превосходящих реакции при обратном порядке следования УС и БС, при их одновременном предъявлении и при изолированном действии УС. Кроме того, у планарий успешно вырабатывалась дифференцировка, когда у половины особей сочетали электрораздражение со светом, но не с вибрацией, а у другой половины — наоборот. После того как эти реакции были выработаны, у обеих групп удалось осуществить переделку дифференцировки (т. е. червей, обученных отвечать на свет, научили реагировать на вибрацию, и наоборот).

Инструментальное научение

Инструментальное научение отличается от классического тем, что последовательность событий в опыте зависит здесь от поведения животного. Обычно используется «вознаграждение» или «наказание» того или иного рода. В разных опытах применяются самые разнообразные методики, но все они соответствуют общей схеме выработки инструментальной реакции. Дайэл и Корнинг (Dyal, Corning, 1973) предприняли интересную попытку составить классификацию методик инструментального обучения. Мы рассмотрим некоторые примеры, представляющие наибольший интерес для сравнительных исследований.

Методики с положительным подкреплением. Здесь животное получает какого-либо рода вознаграждение (часто называемое «положительным подкреплением»), если оно совершило реакцию, оцениваемую экспериментатором как «правильная». Можно выделить две главные разновидности таких методик — с использованием дискретных проб и свободно-оперантную.

Методика дискретных проб. В этом случае экспериментатор контролирует ход опытов, предъявляя животному серию четко определенных проб.

Один из часто используемых вариантов состоит в том, что животное должно пройти определенный прямой путь, чтобы получить подкрепление. Например, Флад и Овермайер (Flood, Overmier, 1971) обучали золотых рыбок проплывать коридор от стартовой камеры до целевой камеры, используя в качестве подкрепления пищу. Они нашли, что время, необходимое рыбке, чтобы выйти из стартовой камеры и проплыть коридор, неуклонно сокращается от пробы к пробе. Полное удаление конечного мозга не влияет существенно на быстроту, с которой рыбка покидает стартовую камеру.

Свободно-оперантная методика. В этом случае животное подвергается не отдельным пробам, а может свободно совершать инструментальную реакцию в любое время. Обычно в экспериментальной установке находится приспособление (рычаг и т. п.), на которое животное должно определенным образом воздействовать, и такое воздействие ведет к подкреплению. В наиболее известном варианте этой методики лабораторная крыса нажимает на рычаг и получает пищу (Skinner, 1938; Rachlin, 1976). В результате прямой зависимости между реакцией (нажатием на рычаг) и подкреплением (пищей) вероятность совершения данной реакции возрастает.

В некоторых случаях животное и в начале опыта выполняет оперантную реакцию, но только с низкой частотой; подкрепление служит для повышения вероятности (частоты) нажатий на рычаг. В других случаях оно в начале вообще не совершает оперантной реакции. В подобных ситуациях Скиннер предложил использовать такую процедуру формирования реакции, при которой у животного последовательно подкрепляли все движения, *постепенно приближавшиеся* к реакции, которую хотели сформировать. При этом требования к реакции, заслуживающей подкрепления, постепенно повышались: сначала крыса должна была двигаться около рычага, затем — ориентироваться по направлению к нему, поднимать лапы и т. д. до совершения полной реакции.

Подкрепление не обязательно должно следовать за каждой реакцией. Иногда оно может быть перемежающимся: например, можно подкреплять только каждый *n*-й ответ (режим фиксированной доли ответов) или только первую реакцию после данного интервала времени (режим фиксированных интервалов). Психологи, исследующие оперантное научение, используют весьма разнообразные *режимы подкрепления*; они нашли, что это важный фактор, определяющий поведение в таких ситуациях (Ferster, Skinner, 1957). Если подкрепление совсем прекратить, происходит снижение вероятности и темпа реакций (*угашение*).

Опыты по оперантному научению проведены со значительным числом различных животных. Природа реакций и подкрепления выбиралась с учетом особенностей изучаемого вида. Например, Пауэлл (Powell, 1973) обучил ворон клевать рычаг, используя в качестве подкрепления живых мучных червей или корм для собак. Шумейк и Кодилл (Shumake, Caudill, 1974) обучали вампиров лизать трубку с бычьей кровью в качестве подкрепления. Самцов сиамских бойцовых рыбок обучали совершать оперантную реакцию при подкреплении демонстрацией модели другой рыбы в агрессивной позе (см., например, Thompson, 1966; Johnson, Johnson, 1973).

Интересную модификацию оперантной методики использовали Прайер и ее сотрудники (Pryor, 1969; Pryor et al., 1969) при изучении грубозубых дельфинов. В каждой серии проб подкрепля-

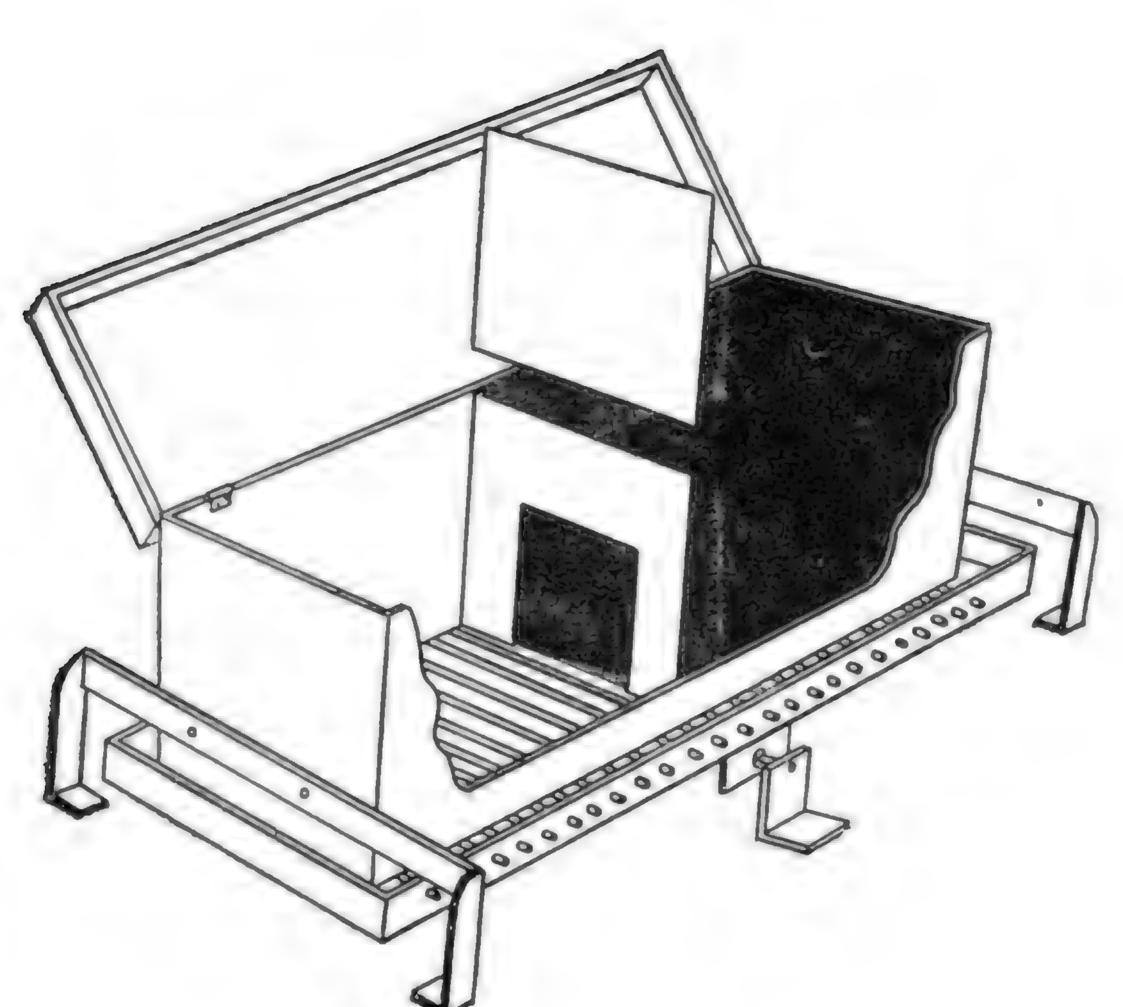


Рис. 16.1. Челночная камера. (Campbell, 1967.)

лись различные реакции. После того как в данной серии у дельфина подкреплялась определенная поведенческая реакция, в последующих сериях она уже никогда не позволяла животному получить подкрепление. Когда был исчерпан обычный репертуар реакций, дельфины Прайер выработали множество новых, «творческих» реакций.

Выработка активного избегания. При обучении активному избеганию животное должно совершить определенное действие, чтобы не подвергнуться «наказанию». Животное, такие образом, начинает вести себя так, как установлено экспериментатором, чтобы *избежать* болевых стимулов.

В наиболее распространенной методике используется *челночная камера* (рис. 16.1). Обычно она состоит из двух отделений, одно из которых окрашено в белый, а другое в черный цвет. Из одного отделения в другое ведет либо простой проем, либо дверца, устроенная по типу гильотины, которая может открываться и закрываться. Чаще всего здесь используют процедуру дискретных проб, каждая из которых начинается с сигнала (например, зуммер) и открывания дверцы. Затем животному предоставляется несколько секунд, в течение которых оно может покинуть стартовую камеру и перейти в другую часть установки. Если животное не сделает этого в заданное время, оно получает электрический удар (через металлические электроды, находящиеся в полу камеры). По мере повторения серий таких проб процент успешных реакций избегания (ухода из стартовой камеры до начала болевого раздражения) возрастает. В некоторых экспериментах животное для каждой новой пробы возвращают в первоначальную камеру, так что оно всегда должно двигаться в одном направлении. Эта про-

цедура называется «обучением одностороннему избеганию». В других опытах животное начинает с того из отделений, где оно находилось в конце предыдущей пробы, и должно двигаться в противоположное отделение. Это называют «обучением двустороннему избеганию». Поскольку животное должно здесь научиться входить в отделение, в котором оно незадолго до этого могло подвергнуться электрическому удару, для успеха в этом случае часто требуется большее число проб, чем при одностороннем избегании.

Бойс (Boice, 1970a) изучал выработку активного избегания у четырех видов лягушек и жаб. Использовалась процедура с односторонним избеганием при дискретных пробах, так что животные должны были каждый раз переходить из одной и той же «опасной» половины в другую («безопасную»). Животным предоставлялось 4 секунды от момента открывания двери, через которую они могли перейти на безопасную половину. Жабы одного вида, известные как активные охотники, хорошо обучались в данной ситуации. Другие виды лягушек и жаб, характеризующиеся большей пассивностью, обучались очень плохо или совсем не обучались.

Выработку активного избегания можно изучать и в условиях «свободных реакций» — так называемое «избегание по Сидмену» (Sidman, 1953). В этом эксперименте реакция животного предотвращает получение электрического удара на определенный отрезок времени (например, на 30 с). Таким образом, если животное никогда не будет пропускать 30 секунд без реакции, оно никогда не получит болевого раздражения; а если оно за это время не совершит реакции, раздражение будет нанесено. В такой процедуре не используются сигналы и дискретные пробы. Беренд и Биттерман (Behrend, Bitterman, 1963) использовали методику Сидмена для обучения золотых рыбок в челночной камере. Рыбка должна была переходить из одного отделения в другое каждые 20 секунд, чтобы избежать «наказания». В этих условиях научение шло успешно.

Задача на избавление. Некоторые опыты проводятся таким образом, что животное научается быстро избавляться от болевого стимула или неприятной ситуации; совсем избежать их оно не имеет возможности. В таких опытах можно использовать челночную камеру, включая ток в тот момент, когда открывается дверца между отделениями. В некоторых экспериментах крысы научаются выбираться из ванны с водой по рампе (Festing, 1974, и др.).

Выработка пассивного избегания. При обучении пассивному избеганию используют животное, которое уже выполняет определенную реакцию. Это может быть или какой-то видоспецифический поведенческий акт, или реакция, выработанная в эксперименте. В задаче на пассивное избегание экспериментатор наносит болевое раздражение при каждом осуществлении такой реакции. Научение в этом случае приводит к затормаживанию реакции, которая

ранее осуществлялась с большой частотой. Эта методика, по существу, основана на наказании.

Выработку пассивного избегания удается осуществить у сухопутных улиток (Stephens, McGaugh, 1972; Siegel, Jarvik, 1974). Для улиток характерен отрицательный геотаксис (стремление ползти в направлении, противоположном действию силы тяжести). В экспериментах улиткам давали возможность взбираться на шест. Когда на пути улитки встречалась нитяная петля, пропитанная хинином, или на верхушке шеста животное получало электрический удар, то латентный период геотаксической реакции увеличивался и вырабатывалось избегание шеста. Таким образом, у улиток возможно пассивное избегание в результате отрицательного подкрепления.

Броуэр и Броуэр (Brower, Brower, 1962) использовали пассивное избегание для изучения эффективности мимикрии. Известно, что в лабораторных условиях жабы едят личинок мучного хрущака и мух-журчалок. Последние по своей окраске имитируют пчел, но не имеют жала. После нескольких проб с первыми двумя приманками жабам предложили пчел. После нескольких проб, в которых они испытали действие пчелиного жала, жабы стали избегать пчел и журчалок, хотя продолжали есть личинок мучных хрущаков. Таким образом, у жаб выработалось пассивное избегание.

Выработка дифференцировки. В этих опытах животному предлагают два или несколько стимулов и предоставляют возможность как-нибудь реагировать. Реакции на один из стимулов подкрепляются, а на остальные — нет. Стимулы не вызывают реакции, а скорее создают повод для ее появления. Научение состоит здесь в повышении процента реакций на «правильный» стимул.

При методике одновременной дифференцировки оба стимула (или все они) предъявляются в одно и то же время. Задача животного — выбрать «правильный» стимул и ответить на него. При последовательной дифференцировке стимулы предъявляются по одному. Животное должно научиться отвечать на «правильный» (подкрепляемый) стимул и тормозить реакцию в присутствии «неправильного» (задача «go — no go»).

Для изучения одновременной дифференцировки у приматов часто применяют так называемую висконсинскую установку (Wisconsin General Test Apparatus, WGTA; рис. 16.2). Она позволяет экспериментатору предъявлять обезьянам пары стимул-объектов в контролируемых условиях. Животное должно научиться выбирать «правильный» объект, чтобы получить пищу, которая обычно спрятана в углублении под этим объектом. Положение предъявляемых предметов и пищи может меняться от опыта к опыту. «Правильной» может считаться реакция на определенный стимул-объект или на его положение (слева или справа).

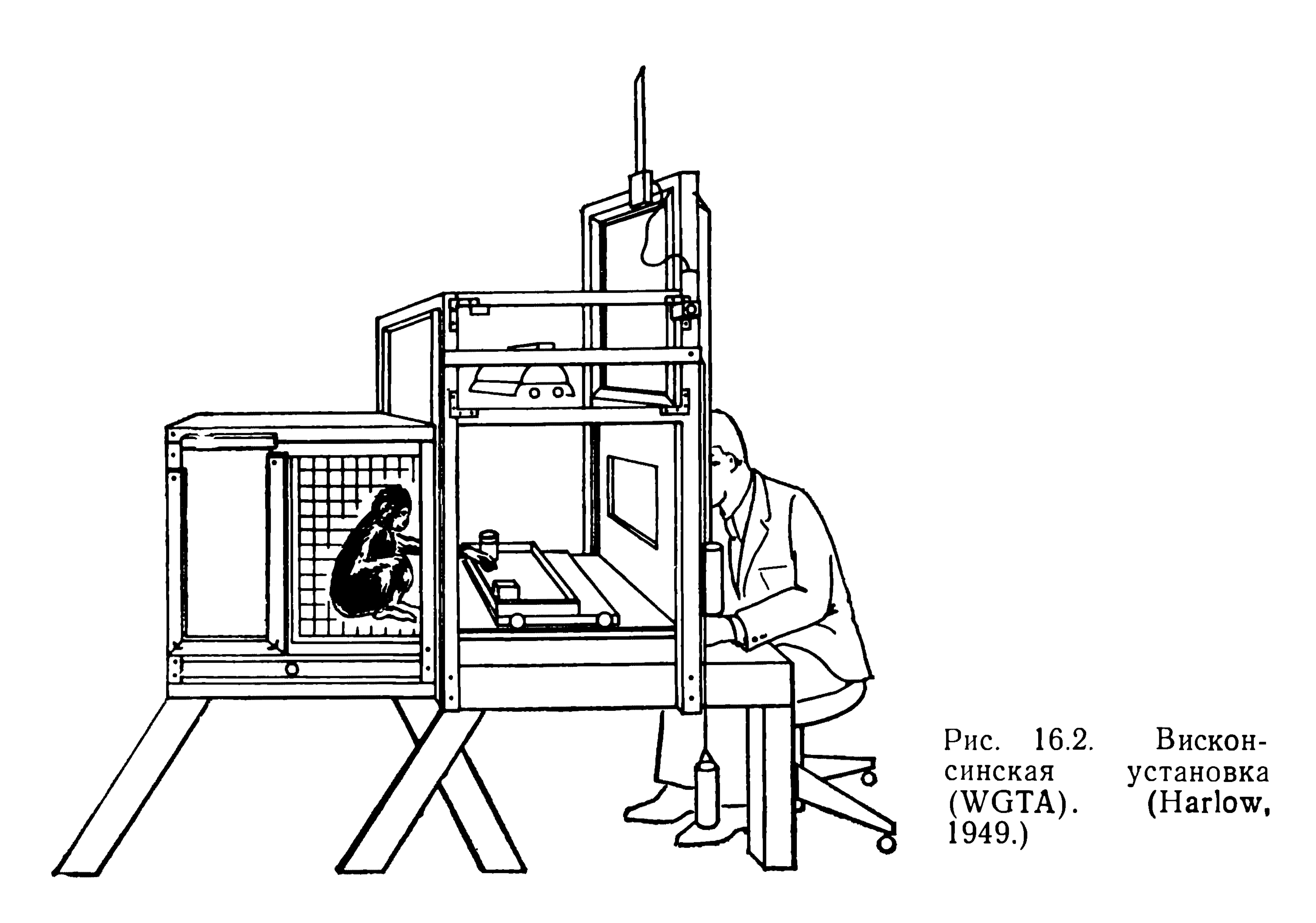


Рис. 16.2. Висконсинская установка (WGTA). (Harlow, 1949.)

Когда животное делает неверный выбор, может быть применена одна из следующих процедур. В процедуре *без поправки* проба при неправильном выборе заканчивается. В процедуре *с поправкой* после неправильного выбора проводится проба, идентичная предыдущей (т. е. положение стимулов не изменяется). При использовании процедуры *наведения* животное заставляют совершить правильную реакцию, лишая его возможности сделать ошибку.

Изучать дифференцировку можно и с помощью свободно-оперантной методики. В опытах с одновременной дифференцировкой можно использовать два манипулируемых объекта (рычага и т. п.), позволяя животному выбрать один из них. В опытах с простой последовательной дифференцировкой животное учится совершать оперантную реакцию (например, нажимать на рычаг) в присутствии одного стимула (например, при включении лампочки), но не в присутствии другого (например, при звуке).

Примером экспериментов с дифференцировкой могут служить опыты на макаках-резусах, проведенные Уорреном (Warren, 1959), который использовал WGTA. Обезьяны, ранее решавшие задачи в других экспериментах, обучались дифференцировке очень быстро. Наименьшее число ошибок они делали тогда, когда признаками для различения служили как положение стимула (слева или справа), так и его собственные особенности. Наличие таких осо-

бенностей облегчает дифференцировку по положению, тогда как наличие признаков, не имеющих отношения к верному выбору, затрудняет ее.

Многочисленные более сложные методики представляют собой просто варианты основной схемы выработки дифференцировки.

Переделка дифференцировок. Это просто последовательный ряд дифференцировок, в котором значение положительного стимула меняется от одной задачи к другой. Предположим, что животное должно выбирать между красным и зеленым стимулами, причем красный — положительный. Обучение продолжается, пока животное не достигнет заданного критерия (например, 9 правильных ответов в 10 последовательных пробах) или пока оно не пройдет определенного числа проб. После этого экспериментатор меняет сигнальное значение стимулов (не информируя об этом животное). Теперь животное должно учиться выбирать зеленый стимул вместо красного. После достижения заданного критерия обучения значение стимулов снова изменяется, так что животное опять должно выбирать красный стимул. Многие виды животных обнаруживают тенденцию улучшать способность к решению таких задач при их повторении. Это выражается в уменьшении числа проб, необходимых для достижения критерия, в каждой новой задаче.

Рамбо и Стейнметц (Rumbaugh, Steinmetz, 1971) изучали переделку дифференцировок у горилл в видоизмененной установке WGTA. Животных обучали выбору между красным квадратом и красным кругом, используя в качестве подкрепления виноград. Несмотря на значительные индивидуальные различия, у животных научение обычно улучшалось в ряду последовательных переделок.

Установка на научение в разных задачах. Подобно переделке дифференцировок, задачи на формирование такой установки тоже представляют собой серию дифференцировок. Однако если при переделке использовалась одна и та же пара стимулов на протяжении всего эксперимента, то теперь в каждой следующей задаче вырабатывается дифференцировка новой пары объектов. Если, например, в первой задаче животное должно было выбирать между красным квадратом и красным кругом, то во второй ему могут предложить зеленый треугольник и синий крест. Тем не менее в каждой следующей задаче дифференцировка вырабатывается быстрее, так как животное «учится обучаться», или формирует «установку на научение» (Harlow, 1949; Miles, 1965).

Камиль и Хантер (Kamil, Hunter, 1970) изучали формирование установки на научение при выработке дифференцировок между предметами у четырех скворцов-майн. Каждому из них было предъявлено по 1000 задач на различение в модифицированном висконсинском аппарате. В качестве стимулов использовали сто предметов, отличавшихся по многим признакам. В каждой следующей задаче научение заметно ускорялось.

Отсроченные реакции. Методика отсроченных реакций, как и большинство других, может применяться во многих формах. Простейшая ее форма состоит в том, что приманку на глазах у животного помещают под один из двух предметов. Животному просто нужно выбрать предмет, под который, как оно видело, экспериментатор положил пищу. Задачу усложняет лишь то, что здесь вводится задержка разной длительности между моментом, когда пища была прикрыта, и моментом, когда животное может осуществить выбор. На решение животным этой задачи могут влиять многие факторы — такие, как ориентация животного во время периода задержки, особенности конструкции установки, распределение проб во времени (Fletcher, 1965).

Харлоу и др. (Harlow, Uehling, Maslow, 1932) в своих классических экспериментах с отсроченными реакциями сравнили поведение 24 приматов 10 разных видов и выявили очевидные различия, как индивидуальные, так и видовые.

Вероятностное научение. Во всех рассмотренных до сих пор случаях подкрепление в данной задаче было постоянным (т. е. подкрепляли всегда, скажем, выбор раздражителя слева, красного круга и т. п.). Вероятность подкрепления здесь могла быть описана как 100%. Один из стимулов подкрепляется во всех случаях, а другой — никогда. В опытах по вероятностному обучению подкрепление двух стимулов производится в разных пропорциях, так что животное не может определить, ответ на какой из стимулов будет «правильным» в данной пробе. Например, можно подкреплять реакции на красный стимул в 70% проб и реакции на зеленый стимул в 30% проб (задача 70 : 30). Хотя ясно, что при большом числе проб красный стимул будет подкреплен в 70%, здесь невозможно предсказать, какой ответ окажется верным в данный момент. Максимальное число подкреплений животное получит, если будет всегда выбирать тот стимул, который подкрепляется чаще. В нашем примере для того, чтобы получить подкрепление в 70% проб, нужно всегда выбирать красный стимул. Эта стратегия выбора называется «максимизирующей», так как животное доводит здесь до максимума число получаемых подкреплений. Любое другое распределение реакций в конечном счете обеспечит меньший процент подкреплений. У некоторых животных наблюдается выбор *в соответствии с вероятностью подкрепления* (см. рис. 17.3). В этом случае животное реагирует на каждый из стимулов с частотой, пропорциональной его подкреплению (т. е. в нашем примере в 70% случаев на красный и в 30% — на зеленый). Животное, применяющее такую стратегию выбора на протяжении долгого времени, получит подкрепление в 58% проб $(0{,}7 \cdot 0{,}7 + 0{,}3 \cdot 0{,}3)$.

Вудард и Биттерман (Woodard, Bitterman, 1973) исследовали вероятностное научение у золотой рыбки при соотношениях подкрепляемых стимулов 100 : 0, 70 : 30 и 50 : 50. При вероятностном подкреплении зрительных дифференцировок (красный — зеленый)

наблюдался выбор в соответствии с вероятностью подкрепления. Однако в случае пространственных дифференцировок (справа — слева) рыбы проявляли тенденцию к максимизации.

Научение в лабиринте. Эту форму дифференцированного научения психологи исследуют с начала века. Простейшие лабиринты имеют форму буквы «Т» или «Y» и называются соответственно Т- и Y-образными. Животное должно идти прямо до места разветвления — точки выбора. Подкрепление будет зависеть от того, пойдет ли животное направо или налево или же отреагирует правильно или неправильно на какой-либо другой раздражитель, предусмотренный экспериментатором. *Сложные лабиринты* имеют много точек выбора; животное должно найти путь от точки старта до цели. Затраченное на это время и число ошибок в сложном лабиринте будут зависимыми переменными. Шнейрла (Schneirla, 1946) изучил процесс научения в разнообразных лабиринтах у муравьев.

Другие сложные задачи. Исследователи поведения животных использовали огромное число сложных задач, в первую очередь на приматах. В задаче на *выбор по признаку отличия* животному обычно предъявляют три стимул-объекта, два из которых одинаковы. Чтобы получить подкрепление, животное должно научиться выбирать третий объект, отличающийся от двух остальных. Как и все сложные задачи, эта задача имеет много вариантов. При решении серии таких задач с различными наборами объектов у животного формируется *установка на выбор по признаку отличия.*

В задаче на *выбор по образцу* животное должно выбирать из нескольких объектов тот, который соответствует образцу. При обучении *чередованию* животное должно по очереди выбирать то один, то другой объект (например, то правый, то левый). Более сложный вариант — задача на *двойное чередование,* в которой животное должно выбирать каждый из раздражителей по два раза (левый, левый, правый, правый и т. д.). Методику отставленных реакций и чередования можно скомбинировать и получить задачу *чередования отсроченных реакций.* Мастертон и Скин (Masterton, Skeen, 1972) предлагали ее ежам, тупайям и галаго, заставляя животных чередовать реакции и вводя отсрочки разной длительности между последовательными ответами.

РАЗВИТИЕ ПРОЦЕССОВ НАУЧЕНИЯ

Описав основные виды научения, мы можем теперь рассмотреть их использование при исследовании развития способности к научению. Исследуя развитие, мы оцениваем роль генотипа и среды в онтогенезе поведения. В данном случае мы можем рассмотреть генетические факторы, влияние доместикации, влияние раннего опыта и онтогенетические изменения в способности научаться на опыте и в самих процессах научения.

Генетический анализ

Различные виды заметно различаются по способности к научению. Хотя многие из этих различий обусловлены генотипом, обычно их не относят к области генетики поведения, и они будут рассматриваться в главе 17. В большинстве случаев генетический анализ обучаемости сосредоточен на внутривидовых генетических сопоставлениях.

Классический пример применения отбора при исследовании способности к научению — работа Трайона (Tryon, 1940), который использовал для обучения сложный лабиринт, состоявший из 17 Т-образных участков. Он вывел из одной и той же исходной популяции линию «умных» и линию «тупых» крыс. После отбора в 18 поколениях эти линии уже заметно отличались друг от друга. Проведенный впоследствии анализ (Searle, 1949) показал, что они различались не только по числу ошибок, совершаемых в лабиринте Трайона, но и во многих других отношениях. «Умные» крысы обучались лучше при пищевом подкреплении и хуже в задаче на избавление. Они оказались также неодинаковыми по «эмоциональности». Таким образом, как и в любом эксперименте с отбором, источники наблюдаемых фенотипических различий сложны. Несмотря на эти различия, трайоновские линии крыс оказались сходными по уровню «интеллекта» как таковому. Другие попытки отбора были основаны на результатах научения в сложных лабиринтах (Tolman, 1924; Heron, 1941; Thompson, 1954), выработке реакции избегания (Bignami, 1965) или выходе из воды (Festing, 1973b).

Было установлено, что различные линии крыс и мышей заметно различаются по обучаемости (Wahlsten, 1972; Caul, Barrell, 1973; Festing, 1973a). Стандартные методы генетики поведения были использованы для исследования способности к переделке дифференцировок у двух инбредных линий домовых мышей (Carran, 1975).

При исследовании причин и значения линейных различий в обучаемости особенно часто применялся метод диаллельного скрещивания. Уолстен (Wahlsten, 1972) проанализировал результаты таких работ и нашел, что направленное доминирование или гетерозис встречаются только в работах, проводившихся на инбредных линиях. Для выработки активного избегания оказалось характерным наследование со значительным направленным доминированием (см., например, Collins, 1964; Messeri et al., 1972; Holmes et al., 1974). Тот же тип наследования был обнаружен для научения в Т-образном лабиринте с электрошоковым наказанием (Stasik, 1970), для выработки условной реакции страха (Henderson, 1968b) и условного подавления ответов (Connor, Winston, 1972) и для выхода из воды (Festing, 1974; Hyde, 1974). В соответствии с теорией, изложенной в главах 7 и 14, эти данные позволяют предполагать, что такие формы научения адаптивны в естественных

условиях. Для способности к переделке дифференцировок у крыс был обнаружен промежуточный тип наследования (Carran, 1972).

Уолстен (Wahlsten, 1972) приводит в своем обзоре оценки наследуемости способности к научению, полученные в восьми работах на мышах, крысах и свиньях. Были получены в основном промежуточные значения от 0,21 до 0,56.

При анализе природы обучаемости были использованы и другие генетические методы. Тайлер и Мак-Клерн (Tyer, McClearn, 1970) изучали корреляцию показателей родителей и потомков при обучении мышей простой побежке. Оливерио и Мессери (Oliverio, Messeri, 1973) исследовали влияние 31 генной мутации на выработку активного избегания и научение в лабиринте у мышей. Уинстон и др. (Winston et al., 1967) обнаружили влияние гена альбинизма на активное избегание.

В главе 7 уже подчеркивалась важность линейных различий при оценке экспериментальных воздействий. Изменение интервалов между пробами оказывает различное влияние на выработку избегания у мышей разных инбредных линий (Bovet et al., 1969) (см. рис. 7.4). Возможно, что межлинейные различия были причиной многих расхождений и неудач при исследовании научения у животных.

Влияние доместикации

Вопреки установившимся представлениям оказалось, что доместикация не ухудшает способности крыс к научению (Boice, 1973). Часто лабораторные крысы обучаются даже лучше, чем дикие пасюки в тех же ситуациях. Такие результаты были получены при выработке двусторонней реакции активного избегания (Boice, 1972), при переделке дифференцировок в условиях свободно-оперантного метода (Millar, 1975) и при обучении в сложном лабиринте (Bamber, Boice, 1972). Эти различия не обязательно означают, что лабораторные крысы «умнее» диких. Скорее различия в обучаемости отражают разный уровень активности, реакции на обстановку опыта и т. д.

Влияние раннего опыта

Исследование влияния раннего опыта на обучаемость дало противоречивые результаты; в одних случаях эффект наблюдался, в других он отмечен не был (см. Daly, 1973). Наиболее однозначные результаты были получены при исследовании активного избегания у крыс. Левин и Ветцель (Levine, 1956; Levine, Wetzel, 1963) показали, что крысы, которых в раннем возрасте брали в руки (handling), лучше обучаются активному избеганию, когда становятся взрослыми. Однако даже в отношении активного избегания есть сообщения об отрицательных результатах (см. Daly,

1973). Как бы то ни было, можно думать, что влияние этой процедуры на обучение избеганию связано больше с различиями в «эмоциональности», чем в способности к научению как таковой (см. Denenberg, 1964). Обычно воздействия на новорожденных крысят могут повлиять на обучаемость взрослых животных только в том случае, если научение основано на отрицательной, а не положительной мотивации. Так, крысы, которых в раннем возрасте брали в руки, по-видимому, не отличаются от других крыс в тесте Хебба — Уильямса (серия задач с лабиринтами, предназначенная для оценки «интеллекта» крыс) (Denenberg, Morton, 1962). Внешние воздействия, производимые несколько позже — во время или после отъема от матери, — оказывают, как выяснилось, большее влияние на обучаемость (см., например, Forgays, Read, 1962).

Томпсон и Херон (Thompson, Heron, 1954) нашли, что собаки, воспитанные в обедненной среде (т. е. при ограничении перцептивного опыта), отстают от собак, выращенных в домашних условиях, по набору тестов, включавшему решение задач на ориентирование и обходной путь, обучение отсроченным реакциям, тест «открытого поля». Фуллер (Fuller, 1967) сообщает, что собаки, выращенные дома, делали меньше ошибок при последовательных переделках пространственной дифференцировки, чем собаки, воспитанные в изоляции. Однако другие различия, которые можно было объяснить обеднением среды, были очень незначительными.

Влияние изменений раннего опыта на последующую обучаемость обезьян-резусов было минимальным (Harlow et al., 1971). Харлоу, сравнив резусов, выращенных в экспериментальной семейной группе (суррогат матери и два — три детеныша), с резусами, выращенными в полной изоляции, не нашел различий ни в одном из исследованных видов научения, включая выработку дифференцировок, отсроченных реакций и установки на научение. У животных, обогащенных опытом общения с сородичами, лучше, чем у воспитанных в изоляции, формировалась установка на выбор по отличию. Синг (Singh, 1969) и Харлоу и др. (Harlow et al., 1971) не обнаружили никаких различий между дикими резусами Индии, выросшими в городе и в лесу, и обезьянами, воспитанными в обедненной среде по методике Харлоу. Набор использованных тестов включал выработку дифференцировок, отсроченных реакций и установки на выбор по отличию.

Значительные эффекты раннего опыта были обнаружены у шимпанзе. Давенпорт и др. (Davenport et al., 1969) показали, что шимпанзе, воспитанные в обедненных лабораторных условиях, отставали от рожденных на воле по последовательным переделкам дифференцировок. Было обнаружено сходное влияние и в тесте с отсроченными реакциями (Davenport, Rogers, 1968). В целом животные, воспитанные в условиях ограничения среды, видимо, не так легко затормаживают прежние реакции, а также легче отвлекаются при действии посторонних стимулов.

Онтогенез научения и памяти

Неоднократно было показано, что способность животных к научению и запоминанию меняется с возрастом. Однако степень зависимости от возраста очень различна для разных животных и разных задач.

Чувствительные периоды. У некоторых видов существуют так называемые «чувствительные периоды» — периоды онтогенеза, во время которых организм особенно восприимчив к влияниям среды. У развивающегося организма можно наблюдать успешное научение и хорошее сохранение навыков, если специфическое воздействие происходит в надлежащую фазу развития, и ничего этого нет или почти нет, если такое воздействие произошло слишком рано или слишком поздно. Некоторые примеры мы уже обсуждали. Классический пример — это явление импринтинга, или запечатления (Hess, 1959; см. также гл. 8). Если цыпленку или утенку предъявлять движущийся стимул слишком рано или чересчур поздно, запечатление будет гораздо слабее, чем если бы стимул предъявляли в пик чувствительного периода.

Второй ясный пример мы находим в онтогенезе певчих птиц (Marler, 1970; см. также гл. 9). Белоголовые овсянки должны слышать видоспецифическую песню самца в период примерно с 10-го по 50-й день жизни, чтобы впоследствии иметь возможность петь нормально.

Научение у молодых животных. Способности молодых животных к обучению хорошо известны. Но, как выяснилось, не все они созревают одновременно. В то время как цыплята способны обучаться активному избеганию в день вылупления, выработка пассивного избегания становится возможной только на третий день (Peters, Isaacson, 1963). Более позднее появление этой способности у цыплят было обнаружено и в другой экспериментальной ситуации (Fischer, Campbell, 1964).

Новорожденные щенки оказались способны ко многим видам научения (Stanley, 1970). Стенли и др. (Stanley et al., 1970) установили, что у гончих собак способность к выработке дифференцировок появляется уже в первую неделю жизни. Стенли и его соавторы использовали метод одновременного предъявления раздражителей; при этом щенки должны были делать выбор между приближающейся к ним матерчатой и проволочной поверхностями, чтобы получить в виде подкрепления молоко. Двухнедельные щенки были способны к прогрессивному ускорению выработки дифференцировок при их последовательных переделках в той же экспериментальной установке (Bacon, Stanley, 1970). Щенки в возрасте менее двух недель оказались также способными к выработке классических условных рефлексов и инструментальных реакций избегания и избавления (Stanley, 1970).

Мизэнин и др. (Mizanin et al., 1971) изучали появление памяти у новорожденных крысят, используя реакцию избавления от воздействия электрического тока. Сохранение реакции улучшалось в первые девять дней жизни.

Файл и Скотт (File, Scott, 1974) исследовали у крысят в первые 19 дней жизни привыкание к действию воздушной струи. Оказалось, что оно неуклонно усиливается, до 8-го дня медленно, а затем быстрее, и достигает пика около 16-го дня.

Изменения обучаемости и памяти в онтогенезе. Исследования онтогенеза формирования и сохранения условных реакций у крыс обобщены Кэмпбеллом и Спиром (Campbell, 1967; Campbell, Spear, 1972). Как подчеркивал Кэмпбелл (Campbell, 1967), трудно утверждать, насколько сопоставимы ситуации, используемые при обучении молодых и более взрослых животных. Большое значение здесь имеют трудности выравнивания уровня мотивации и уровня подкрепления и необходимость учитывать такие факторы, как врожденные формы поведения и предшествующий опыт.

Общий результат более поздних исследований на крысах состоит в том, что в процессе развития скорость научения в различных задачах почти не изменяется, но значительно возрастает способность сохранять приобретенные реакции. Кэмпбелл и Кэмпбелл (Campbell, Campbell, 1962) изучали условную реакцию страха у крыс. Животным наносили болевое электрораздражение на определенной стороне челночной камеры и проверяли сохранение приобретенной таких образом реакции страха, которая проявлялась в избегании той стороны, где они получили раздражение. У 18-дневных крысят реакции избегания составляли почти 100%, если тестирование происходило сразу после обучения. Однако уровень реакций снижался до случайного при тестировании спустя 21 или 42 дня. У крыс, обученных в возрасте 54 или 100 дней, забывания почти не происходило при любых сроках тестирования.

Сходные результаты были получены и при использовании других задач. Кёрби (Kirby, 1963) сравнивал выработку активного избегания у крыс в возрасте 25, 50 и 100 дней. Крысы разного возраста не различались ни по скорости выработки реакции, ни по скорости ее угашения. Однако у более молодых животных реакция сохранялась хуже. Отсутствие возрастных различий в скорости формирования условных реакций и существование различий в их сохранении были обнаружены также Н. Смитом (N. Smith, 1968), изучавшим реакции избавления в Т-образном лабиринте. Сохранение дифференцировки, выработанной в задаче с нажатием на рычаг, было в раннем возрасте хуже, чем в более позднем.

Другие животные в этом отношении отличаются от крыс. Например, у морских свинок, которые рождаются гораздо более зрелыми, чем крысы, не было найдено изменений ни в научении, ни в сохранении реакций как активного, так и пассивного избегания (Campbell et al., 1974).

У макаков-резусов типы возрастных изменений сильно варьируют в зависимости от задачи (Zimmerman, Torrey, 1965). Классические условные рефлексы были продемонстрированы у них в очень раннем возрасте. Решение вопроса о том, изменяется ли с возрастом скорость образования таких рефлексов, зависит от того, какой показатель выбрать для оценки. Способность к решению простых задач на различение появляется на очень раннем этапе развития и с возрастом меняется мало (Zimmerman, Torrey, 1965).

Значительные возрастные различия выявляются при испытании в более сложных задачах. Например, выработка установки на научение и отсроченных реакций с возрастом значительно улучшается (Harlow et al., 1960). Согласно работе Харлоу и др. (Harlow et al., 1971), успешное решение некоторых простых задач на дифференцировку появляется у резусов в возрасте около 6 месяцев, выработка отсроченных реакций — около 10 месяцев, а формирование установки на выбор по признаку отличия — около 36 месяцев.

«Напоминание» (reinstatement). Знакомясь с литературой о сохранении опыта, приобретенного в раннем возрасте, мы встречаемся с парадоксом. Многократно показано, что ранние впечатления у животных и человека оказывают большое влияние на всю последующую жизнь (см. гл. 8). Однако запоминание ранних событий оказалось гораздо хуже по сравнению с запоминанием того, что было пережито в зрелом возрасте. Как можно разрешить этот парадокс: ранний опыт сохраняет свое влияние всю жизнь, между тем как он сам плохо удерживается в памяти? Один из моментов, помогающих это понять, — тот факт, что нормальное развитие включает усвоение многих последовательно связанных друг с другом реакций. Тогда, если животному не удается усвоить одно звено такой цепи, это может помешать овладению последующими звеньями, которые должны быть усвоены на более поздних этапах и зависят от более ранних (Campbell, 1967).

Второй фактор, играющий существенную роль в связи с этим парадоксом, был назван «напоминанием» (reinstatement) (Campbell, Jaynes, 1966). «Под напоминанием мы подразумеваем воспроизведение в небольшом объеме части усвоенных реакций или повторение пережитого опыта на какой-то фазе развития, которого достаточно, чтобы поддерживать рано сформированные реакции на высоком уровне, но недостаточно, чтобы вызвать какой-то эффект у животных, которые не имели такого раннего опыта» (Campbell, Jaynes, 1966, p. 478). Применительно к человеку «напоминание» может происходить, когда родители многократно напоминают растущему ребенку о каком-то травмирующем событии, которое произошло ранее в его жизни. Хотя такие напоминания сами по себе могут быть недостаточны, чтобы вызвать эффекты травмы, они потенцируют влияние раннего опыта.

Чтобы проиллюстрировать явление напоминания, Кэмпбелл и Джейнс изучили сохранение условной реакции страха, используя ту же методику, что и в упомянутой выше работе, касавшейся развития процессов научения (Campbell, Campbell, 1962). Крысы, которым наносили болевое раздражение в возрасте 25 дней, очень плохо сохраняли возникавшую при этом реакцию страха, когда их тестировали в возрасте 53 дней. Но если в период развития крысам наносили раздражение еще трижды — по одному разу на 7-й, 14-й и 21-й дни после первого воздействия, — сохранение реакции значительно улучшалось. У контрольных животных, которым удары тока наносили только в сроки «напоминания», условная реакция страха почти не проявлялась. Таким образом, благодаря процессу напоминания опыт, пережитый после первоначального научения, может содействовать лучшему сохранению усвоенной реакции.

МЕХАНИЗМЫ НАУЧЕНИЯ

Детальное рассмотрение механизмов, лежащих в основе научения, увело бы нас очень далеко от традиционного материала, включаемого в курсы сравнительного анализа поведения животных. Такие механизмы обычно рассматривают в курсах теории научения или физиологической психологии, и в нашей книге этот вопрос не может быть изложен подробно. Поэтому мы сделаем здесь очень краткий обзор основных направлений исследований, которые могут проводиться в этой области, и отошлем читателя к надлежащему учебнику или к следующим источникам: Kupfermann, 1975; Rosenzweig, Leiman, 1968; Thompson et al., 1972; Thompson, 1976.

Метод «черного ящика»

Исследователи, стремясь выяснить механизмы научения, часто производят экспериментальные физиологические или анатомические изменения в организме, но это не единственно возможный подход. Есть еще один путь — рассматривать организм как «черный ящик» и искать закономерные связи между входом системы (т. е. стимулами) и ее выходом (реакциями). Скиннер (Skinner, 1950, 1953) утверждает, что главная задача при исследовании научения состоит не в том, чтобы создать теорию или физиологическую модель этого процесса, а в том, чтобы описать упорядоченные взаимоотношения между стимулами и реакциями, что даст возможность предсказывать и контролировать поведение. По мнению Скиннера, анализ процессов, происходящих на иных уровнях, чем доступные наблюдению стимулы и реакции, может увести исследователя от систематического изучения природы переменных, контролирующих поведение. Что бы мы ни думали по этому поводу, ясно, что это эффективная стратегия для разъяснения важных и

доступных для оценки экспериментальных данных (см., например, Honig, 1966). Достижения психологов — последователей Скиннера в систематическом экспериментальном анализе поведения имели существенное прикладное значение и представляются весьма внушительными.

Другая стратегия, основанная на методе черного ящика, берет начало от теоретической и прикладной кибернетики и связана с разработкой математических и компьютерных моделей, которые воспроизводят процессы, опосредующие обучение и решение задач (см., например, Hunt, 1968; Hilgard, Bower, 1966; Greeno, Bjork, 1973). Как и в случае скиннеровской стратегии, упор здесь делается на том, чтобы обрисовать закономерные взаимоотношения между входом и выходом, почти не касаясь конкретной природы промежуточных процессов.

Поиски энграммы

Огромное число исследователей нервной системы — представителей разнообразных традиционных направлений в этой области — занято активными поисками нервных, анатомических и химических коррелятов научения и памяти. Так как поведение контролируется в основном центральной нервной системой и видоизменяется в результате научения, полагают, что должно существовать какое-то физическое проявление факта обученности в мозгу. Это гипотетическое проявление обозначают терминами «след памяти» или «энграмма». Выдающийся нейропсихолог Карл Лэшли, подводя итоги своей деятельности, в значительной части посвященной поискам энграммы, обрисовал трудности исследований в этой области следующими словами: «Рассматривая данные о локализации следа памяти, я иногда чувствую, что неизбежный вывод из них — то, что научение просто невозможно» (Lashley, 1950, p. 477—478).

Очевидно, однако (это хорошо сознавал и Лэшли), что научение возможно, и в результате применения разнообразных подходов в поисках энграммы достигнут некоторый прогресс. Основные методы, используемые при физиологических поисках энграммы, сходны с теми, которые применяют при физиологическом изучении других видов поведения, и они были рассмотрены в главе 11 (повреждение или удаление участков мозга, регистрация электрической активности, электростимуляция, химические методы). Эти методы применяются по-разному.

Прослеживание путей. Много усилий было вложено в попытки проследить нервные пути процессов, лежащих в основе научения. Например, механизм привыкания у многих животных оказался связанным с угнетением активности синапса между двумя нейронами. В основе его лежит уменьшение количества выделяемого медиатора в результате повторного возбуждения (Groves, Thomp-

son, 1970; Thompson, 1976). По-видимому, привыкание и восстановление реакции (дегабитуация) могут быть обусловлены двумя совершенно различными процессами.

Томпсон и его сотрудники (см. Thompson, 1976) попытались проследить путь механизма, лежащего в основе выработки классического условного рефлекса мигательной перепонки глаза у кроликов. Эта реакция контролируется шестым черепномозговым нервом; оказалось, что выработка рефлекса связана с изменениями в мотонейронах этого нерва и в гиппокампе. Олдс с сотрудниками (см., например, Olds et al., 1972) искали в мозгу крысы пути коротколатентных нервных ответов при научении. Вуди и др. (см., например, Woody, Black-Cleworth, 1973) пытались проанализировать клеточные механизмы классического условного рефлекса у кошек.

Основная стратегия исследований в этой области состоит в тестировании различных участков мозга, часто с использованием электрофизиологических методик, в попытке найти специфические изменения, связанные с приобретенным опытом. При этом, однако, трудно учитывать различные изменения, обусловленные не научением, а иными процессами. «За несколькими существенными исключениями, исследования нейрофизиологических коррелятов научения распадаются на две категории — без контроля и с недостаточным контролем» (Thompson et al., 1972, p. 73).

Химические подходы. В соответствии с общим акцентом на исследование химических основ поведения многие нейрофизиологи использовали химические методики при анализе процессов научения и памяти.

Химические изменения в результате тренировки. Если следы памяти фиксируются определенными веществами, то в принципе можно было бы выявить химические изменения, происходящие в мозгу при научении. Часто сообщалось о подобных изменениях многих химических веществ, включая РНК (см., например, Hydén, Lange, 1965), ацетилхолин и холинэргические вещества (Deutsch, 1969, 1971) и мозговые пептиды (Ungar et al., 1972). Интерпретировать такие изменения трудно, и химическая основа энграммы до сих пор окончательно не установлена.

Консолидация следа. В соответствии с теорией консолидации после научения след памяти вначале нестоек и легко разрушается. По прошествии некоторого периода след в мозгу «консолидируется» в какое-то постоянное физическое изменение, которое устойчиво ко многим экспериментальным воздействиям. В многочисленных исследованиях делались попытки противодействовать консолидации следов памяти с помощью электросудорожного шока и путем введения в организм различных веществ (см., например, McGaugh, 1966; McGaugh, Herz, 1972; Davis, Agranoff, 1966).

Перенос следов памяти. Наиболее дискуссионные исследования в области химической основы научения и памяти были связаны с

попытками перенести след памяти из одного организма в другой. Обычно берут четыре группы организмов: одну обученную и три необученных. Из мозга животных обученной группы и одной из необученных выделяют вещества, которые вводят животным необученных групп. Есть данные, что животные, получившие экстракт мозга обученных особей, превосходят при тестировании животных, получивших экстракт мозга необученных особей. Отсюда делают вывод, что информация памяти кодируется специфическими веществами и при их инъекции передается от одного животного другому (обзор: Smith, 1974). Основной феномен «переноса памяти» наблюдался так часто и в столь многих лабораториях, что его нелегко расценить как полный артефакт. Однако при попытках повторить результаты и определить специфичность этих явлений возникло много трудностей. Природа химических веществ, лежащих в основе этих явлений, еще окончательно не установлена.

Гормоны. Как уже говорилось в главе 12, гормоны оказывают многостороннее влияние на самые разнообразные формы поведения. Поэтому не удивительно, что гормоны, как выяснилось, могут играть важную роль и в процессах научения. Один из самых ярких примеров — резкий и легко воспроизводимый эффект гормонов системы гипофиз — надпочечники (адреналина, норадреналина, АКТГ и глюкокортикоидов) при обучении задачам, основанным на мотивации страха (см. Levine, 1968; DiGiusto et al., 1971; Bohus, de Wied, 1976).

Простые системы. Многие исследователи ведут поиск коррелятов научения и памяти, используя препараты беспозвоночных как «модели» для анализа модификаций поведения (см., например, Eisenstein, 1967; Horridge, 1965; Kupfermann, 1975). Излюбленными объектами таких исследований были различные виды морских брюхоногих моллюсков, насекомых и осьминогов. Хотя набор модификаций поведения, которые можно обнаружить у многих из этих животных, ограничен, их преимущество в том, что многие действия контролируются здесь определенной группой нейронов, относительно доступных для исследования. Есть надежда, что механизмы, управляющие модификациями поведения в относительно простых системах, существенно помогут в понимании природы таких систем у организмов с более сложной нервной системой. Мы подробнее рассмотрим научение у беспозвоночных в главе 17.

КРАТКИЕ ВЫВОДЫ

Научение можно исследовать с точки зрения его феноменологии, развития, механизмов, эволюции и адаптивной функции.

Хотя при попытках определить понятие «научение» встречается ряд трудностей, удобно рассматривать его как изменение поведения, обусловленное прошлым опытом.

Многие формы научения у животных были исследованы в сравнительном плане, в том числе привыкание, классические условные рефлексы, инструментальные реакции (включая пищевые реакции, активное и пассивное избегание, реакции избавления и выработку дифференцировок). При изучении дифференцировок используют также задачи на их переделку, на формирование установки на различение, на отсроченные реакции, вероятностное обучение и другие сложные задачи.

При исследовании развития процессов научения привлекает внимание взаимодействие генотипа и среды, приводящее к сложным картинам онтогенетического развития. При этом выясняют генетические основы обучаемости, влияние доместикации и раннего опыта, онтогенез научения и памяти.

Исследуя механизмы научения, применяют методы черного ящика и методы, направленные на познание физиологических основ научения и памяти. К последним относятся попытки проследить нервные пути, выяснить биохимические основы научения и использовать простые системы как аналоги соответствующих процессов в более сложных нервных системах.

Глава 17

НАУЧЕНИЕ: ЭВОЛЮЦИЯ И АДАПТИВНАЯ РОЛЬ

Рассмотрев основную феноменологию научения, вопросы его развития и механизмов, мы переходим теперь к двум последним группам вопросов — к вопросам эволюции научения и его адаптивной роли.

ЭВОЛЮЦИЯ СПОСОБНОСТИ К НАУЧЕНИЮ

Исследования были сосредоточены на двух основных проблемах. Первая из них касается филогенетической всеобщности способности к научению. Нужно было выяснить, способны ли к научению представители тех или иных групп животных, особенно беспозвоночных. Вторая проблема связана с природой различий в способности к научению и в процессах, лежащих в его основе. Установив, что ряд различных животных способен к научению, можно задать вопрос, различаются ли они по этой способности или по соответствующим механизмам. Хотя некоторые работы, касающиеся нервных механизмов, проводились на беспозвоночных, основное внимание уделялось изучению позвоночных.

При исследовании эволюции научения практически весь сравнительный анализ был проведен на филетическом уровне. Систематические сравнительные исследования на группах близких видов если и имеются, то они очень немногочисленны. Далее, эволюцию обычно рассматривают как историю. Попыток понять эволюцию способности к научению было очень мало. В то же время общепризнано, что виды по-разному приспосабливаются к разным условиям среды, и потому можно ожидать, что у них будут специфические приспособления, соответствующие этим условиям. Такие приспособления мы рассмотрим в разделе об адаптивной функции научения.

Научение у беспозвоночных

Исследование беспозвоночных было сконцентрировано на вопросе о том, способны ли представители разных типов к модификациям поведения такого рода, что мы могли бы называть их «приобретенными», и (в меньшей степени) на вопросе о природе процессов, лежащих в основе этих модификаций. Некоторые исследования касались природы физиологических механизмов подобных изменений в «простых системах» (см. гл. 16).

Неоднократно отмечалось (см., например, McConnell, 1966;

Corning, Lahue, 1972), что исследователи поведения животных уделяли относительно мало внимания беспозвоночным. Но, несмотря на это «пренебрежение», литература о научении у беспозвоночных так обширна, что в этом кратком обзоре мы можем коснуться ее лишь поверхностно. Эта литература рассмотрена в превосходной трехтомной серии работ о научении у беспозвоночных (Corning et al., 1973a, 1975) и во многих других обзорах (например, Thorpe, 1963; McConnell, 1966; Eisenstein, 1967). Мы кратко рассмотрим данные о наличии научения у представителей некоторых типов.

Простейшие. Хотя у простейших ясно продемонстрировано привыкание, способность их к ассоциативному научению еще достоверно не установлена.

Привыкание (габитуация). Габитуация ответов при повторном воздействии стимулов была убедительно продемонстрирована у нескольких видов простейших. На сходство с привыканием у многоклеточных указывает тот факт, что практически все признаки этого процесса, перечисленные Томпсоном и Спенсером (Thompson, Spencer, 1966), были обнаружены и у простейших (Corning, Lahue, 1972; Wood, 1973). Кроме того, была установлена специфичность привыкания в отношении стимула, как, например, у инфузории *Stentor coeruleus* (Wood, 1973). Эта инфузория сокращается в ответ как на механический, так и на световой стимул. Многократное воздействие одного из них приводит к снижению вероятности реакции; между тем реакция на второй, не повторявшийся стимул не изменяется, свидетельствуя тем самым, что снижение уровня реакций не связано с утомлением или истощением резервов в соответствующей эффекторной системе.

Пэттерсон (Patterson, 1973) продемонстрировал специфичность привыкания при реакции сокращения у *Vorticella convallaria* в отношении вызывающего ее стимула — электрического или механического. Популярным объектом для исследований привыкания у беспозвоночных была сигарообразная ресничная инфузория *Spirostomum ambiguum* (см., например, Appelwhite, 1971; Hamilton et al., 1974).

Исследователи привыкания у бесклеточных организмов перешли уже от вопроса о его существовании к изучению механизмов, лежащих в его основе. Используемые методы включали регистрацию рецепторных потенциалов и потенциалов действия и изменение концентраций ионов в окружающей среде (Applewhite, Gardner, 1971; Patterson, 1973; Wood, 1973).

Ассоциативное научение. Хотя вопросу об ассоциативном научении у простейших было уделено много внимания, это явление до сих пор убедительно не продемонстрировано. Поскольку старые работы по этому вопросу нечетки и уже были рассмотрены в других обзорах (например, Thorpe, 1963; Jensen, 1965; Corning, von Burg, 1973), мы остановимся лишь на двух недавних дискуссиях.

Дискуссия Гельбер и Дженсена. Изменение поведения, напоминающее реакцию приближения, было обнаружено у ресничной инфузории *Paramecium aurelia* (Gelber, 1952). Сначала в культуру парамеций вводили проволочную петлю. Несколько инфузорий приближалось к петле или прицеплялось к ней. Затем с животными в культуре проводили серию из 40 «тренировочных» проб. Перед каждой третьей пробой петлю снабжали приманкой, опуская ее во взвесь бактерий, которыми питаются парамеции. По мере продолжения тренировки число парамеций, которые приближались и прилипали к петле, увеличивалось. В конце тренировки введение чистой петли вызывало реакцию приближения и прилипания у парамеций «обученной» культуры и не вызывало таких реакций в «необученной» культуре, а также в контрольной, куда петлю и раньше вводили, но без бактерий.

Дженсен (Jensen, 1957a, b, 1965) предложил другое объяснение полученных Гельбер результатов, не связанное с научением. Согласно Дженсену, примененная Гельбер процедура «обучения» создает зону, богатую пищей, в центре культуры. Дженсен утверждал, что парамеций привлекает эта зона и что, когда они в ней находятся, они проявляют одну из характерных для них (безусловных) реакций — положительный тигмотропизм, т. е. стремление прилипать к предметам. Поэтому Дженсен сделал вывод, что изменение поведения в опытах Гельбер было результатом изменения среды, а не организма.

Вопрос об интерпретации этих результатов вызвал бурные споры (Jensen, 1957a, b, 1965; Gelber, 1957, 1965; Katz, Deterline, 1958). Было показано, что повышенную тенденцию приближения к петле можно вызвать, просто создав зону, богатую пищей, — без «тренировки». Но Гельбер указала на то, что в этих случаях было использовано «в тысячу раз больше бактерий», чем в ее опытах. Взбалтывание культуры после тренировки, как выяснилось, ухудшает результаты тестирования, однако это может быть обусловлено не только разрушением пищевой зоны, но и какими-то другими последствиями механической стимуляции, вызванной самим перемешиванием. Гельбер (1957) указывала, что она наблюдала научение и тогда, когда бактерии вносились в периферическую часть культуры, а петлю вводили в ее центр. Она утверждала (Gelber, 1965), что переполнение культуры пищей в количестве, достаточном, чтобы вызвать размножение, не ухудшает заметным образом сохранения реакции прилипания к петле.

После чтения как оригинальной литературы, так и обзоров (например, McConnell, 1966; Corning, von Burg, 1973) автор этой книги не в состоянии заключить, возможно ли у простейших обучение в условиях опытов Гельбер. Мы должны ждать более убедительных данных, прежде чем сделать вывод о способности простейших к ассоциативному научению.

Эксперименты с выходом из трубки. Френч (French, 1940) сообщил об опытах, в которых он многократно засасывал парамеций в стеклянную трубку. Инфузории выплывали обратно в культуру. После 30 проб у некоторых парамеций снизилось время, необходимое для выхода из трубки. Это явление очень напоминает реакцию избавления у позвоночных. Реакция выхода из трубки у парамеций была позднее воспроизведена и изучена более подробно (Hanzel, Rucker, 1972; Huber et al., 1974).

Более позднее исследование показало, что снижение времени выхода из трубки не означает научения. Эплуайт и Гарднер (Applewhite, Gardner, 1973) смогли воспроизвести ранние результаты, создав сходные условия. Но когда трубки перед опытом очищались, а животных адаптировали к процессу засасывания до начала экспериментов, время выхода из трубки не изменялось. Таким образом, возможно, что в результате «тренировки» изменяются какие-то свойства трубок, а не инфузорий.

Беннет и Фрэнсис (Bennett, Francis, 1972) обнаружили уменьшение латентного периода выхода из трубки у *Stentor*, когда использовалась вертикальная трубка и инфузории должны были плыть вниз, чтобы выбраться из нее. Однако при использовании более широких или горизонтальных трубок, а также вертикальных, из которых животное должно было выплывать вверх, никакого улучшения от пробы к пробе не происходило. Чтобы объяснить эти результаты, авторы предположили, что наблюдаемая реакция представляет собой не научение избавлению, а положительный геотаксис (тенденцию двигаться по направлению силы тяжести), который проявляется только после некоторого периода механической стимуляции при ударах о стенку трубки.

Поведение водных простейших настолько сильно зависит от малейших химических изменений в окружающей среде, что, может быть, никогда не удастся отделить истинное ассоциативное научение от последствий изменения среды, даже если такое научение у них действительно возможно. Высказывалась даже мысль, что истинное научение у простейших каким-то образом связано со средой (McConnell, 1965; Applewhite, Gardner, 1973). Но может ли энграмма храниться вне организма?

Плоские черви. Работы по научению у планарий пользуются большой известностью и вызвали много споров. Эти плоские черви интересны тем, что именно у них появляется нервная система с двусторонней симметрией и примитивным головным мозгом. Как и можно было ожидать, показано, что у планарий имеет место привыкание (см., например, Westerman, 1963).

Классические условные рефлексы. Современная эра в исследовании научения у плоских червей началась с публикации статьи Томпсона и Мак-Коннела (Thompson, McConnell, 1955) о классических условных рефлексах у планарий. В этом первоначальном опыте не было некоторых важных контролей (Jensen, 1965).

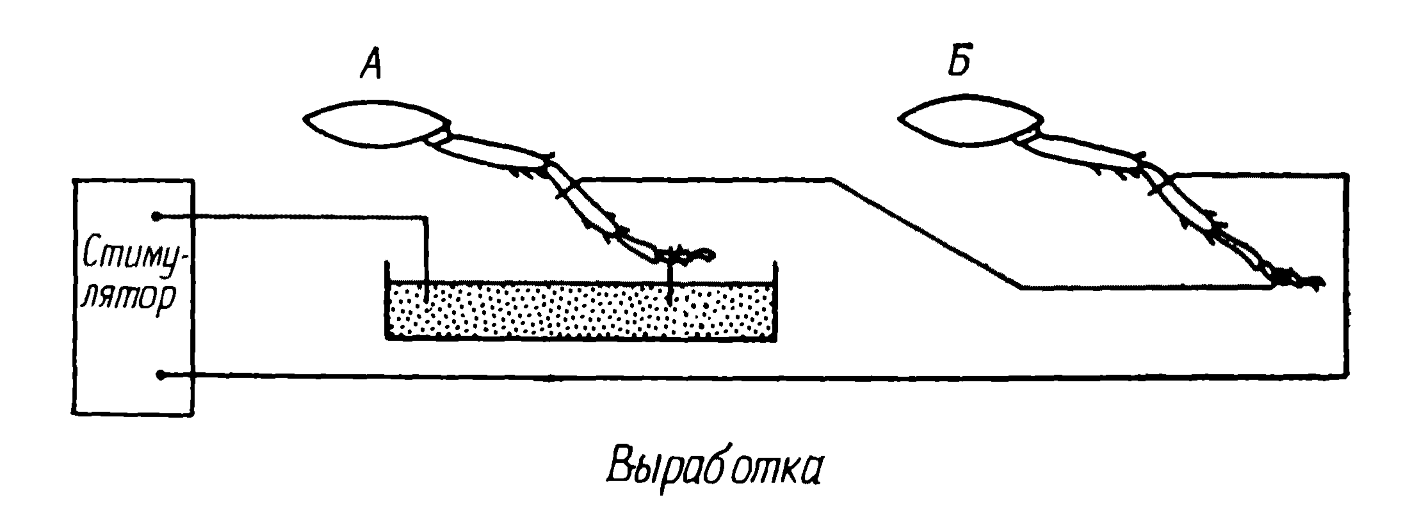
В дальнейшем некоторые исследователи либо не смогли наблюдать образование классических условных рефлексов, либо получали результаты, указывающие скорее на сенситизацию или псевдонаучение (например, Bennett, Calvin, 1964; Brown et al., 1966; Halas et al., 1962; Hullett, Homzie, 1966). Пламя дискуссии о классических условных рефлексах было поддержано двумя событиями, непосредственно не связанными с этим исследованием. Во-первых, Мак-Коннел и его сотрудники сообщили о ряде спорных результатов относительно сохранения следов памяти после регенерации, каннибализма и передачи химических веществ от одного животного другому (McConnell, 1966). Во-вторых, Мак-Коннел стал издавать журнал «Worm Runner's Digest», который представлял собой восхитительную смесь сравнительной психологии и юмора, но, по-видимому, привел некоторых очень скептических критиков к сомнениям в достоверности публикуемых данных.

Более поздние исследования были выполнены с лучшим контролем, чем первые, и в настоящее время факт образования классических условных рефлексов у плоских червей получил убедительное подтверждение (Jacobson et al., 1967; Block, McConnell, 1967). В работе Джекобсона и его сотрудников, рассмотренной в главе 16, были использованы многочисленные контрольные группы животных и была доказана выработка дифференцировки зрительных и вибрационных стимулов. Так же как и у простейших, у плоских червей поведение зависит от множества трудноуловимых факторов, и именно влиянием этих факторов, по-видимому, объяснялся ряд неудач при попытках выработки условных рефлексов (McConnell, 1967). Например, планарии выделяют особого рода слизь, и научение идет гораздо быстрее, если слой этой слизи может скапливаться в установке (McConnell, Mpitsos, 1965); частая ее чистка может нарушить нормальное поведение планарий.

Выработка инструментальных реакций. Для того чтобы обнаружить у планарий инструментальное научение, были использованы многочисленные приспособления и методики, в том числе разного рода лабиринты (см., например, Best, 1965) и методика свободно-оперантных реакций (Lee, 1963; обзор: Corning, Kelly, 1973).

Сейчас ясно, что у планарий можно наблюдать привыкание, а также классические и инструментальные условные рефлексы. Однако процессы, лежащие в основе этих форм научения, могут быть совершенно иными, нежели у позвоночных. Некоторые явления, например угашение реакций, по-видимому, различны у этих двух групп животных, что указывает на возможное различие в механизмах научения.

Кольчатые черви. Наиболее популярным объектом для исследований поведения кольчатых червей являются дождевые черви. У этих животных продемонстрировано привыкание в случае реакции отползания при воздействии воздушной струи (Ratner, Gilpin,



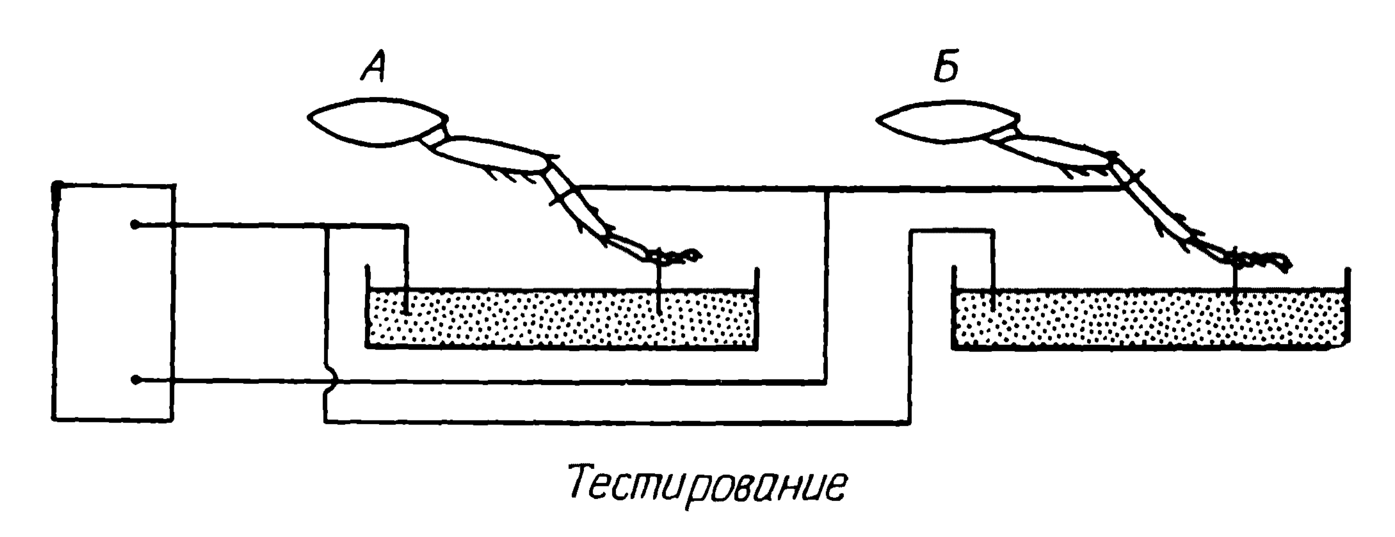


Рис. 17.1. Схема эксперимента для выработки и тестирования реакции избегания у насекомых. (Horridge, 1962.)

Вверху: в период выработки рефлекса животные соединены так, что оба таракана — *А* и *Б* — получают удар тока в момент, когда животное *А* опускает лапку ниже критического уровня. *Внизу:* при тестировании насекомые соединены параллельно, так что каждое из них получает независимо удар тока в момент, когда его лапка опускается ниже критического уровня. При выработке рефлекса и тестировании в такой установке у таракана *А* обычно обнаруживается реакция пассивного избегания, что выражается в меньшем числе опусканий лапки, чем у таракана *Б*.

1974) и реакций сокращения и сгибания тела, вызванных вибрационными стимулами (Gardner, 1968).

Проведены также эксперименты по выработке классических условных рефлексов с хорошим контролем (Ratner, Miller, 1959; Peeke et al., 1967). Использовалась реакция приподнимания и отворачивания от света (безусловный стимул) в сочетании с легкой вибрацией как условным стимулом. Вероятность ответа на вибрацию повышалась от пробы к пробе, причем в контрольных группах, подвергнутых сенситизации и псевдообучению, такого повышения не происходило.

Исследование инструментальных реакций у дождевых червей в Т-образных лабиринтах ведет свое начало от работ Йеркса (Yerkes, 1912). Ясно, что черви действительно научаются делать правильный выбор в Т-образном лабиринте, где ошибки сопровождаются «наказанием», однако природа таких изменений поведения не ясна. Розенкёттер и Бойс (Rosenkoetter, Boice, 1975) наблюдали улучшение от пробы к пробе только тогда, когда в лабиринте могли накапливаться химические стимулы. Они высказали предположение, что получаемые результаты — артефакт, обусловлен-

ный накоплением в лабиринте феромона, который направляет червя по верному пути.

Членистоногие. Привыкание обнаружено у различных членистоногих, в том числе у мечехвостов (Lahue et al., 1975), речных раков (Krasne, 1969) и личинок мучного хрущака (Hollis, 1963). Нелсон (Nelson, 1971) провел хорошо проконтролированное исследование выработки классического условного рефлекса у мясных мух. Безусловным стимулом, вызывавшим вытягивание хоботка, служил раствор сахара, наносимый на ротовые части, а условным — воздействие на лапки водой или раствором соли.

Много внимания уделялось исследованию инструментального научения у членистоногих. Эксперименты с муравьями в лабиринте (Schneirla, 1946) стали классическими в сравнительной психологии. Было показано также, что эффект обучения в лабиринте личинки мучного хрущака сохраняется после метаморфоза у взрослых особей (Borsellino et al., 1970). У пчел была продемонстрирована выработка условных пищедобывательных реакций (Bermant, Gary, 1966; Wenner, Johnson, 1966).

Хорридж (Horridge, 1962, 1965) исследовал у насекомых (интактных и с удаленной головой) выработку реакции избегания, использовав весьма остроумный метод (рис. 17.1). Во время обучения лапки двух тараканов были присоединены последовательно к цепи электростимулятора. Всякий раз, когда насекомое *А* опускало лапку в солевой раствор, цепь замыкалась и оба таракана получали электрический удар. Постепенно насекомое *А* научилось удерживать лапку и тем самым избегать электрораздражения. Насекомое *Б* служило «спаренным контролем». Оно получало электрические удары одновременно с *А*, но они никак не были связаны с его собственным поведением. Научение проявлялось здесь в виде разницы между поведением тараканов *А* и *Б* в тестовой ситуации, когда электрораздражение наносили независимо каждому из них при опускании ног. Таракан *А* получал теперь меньше электрораздражений, чем *Б*. Выработка избегания в таких опытах наблюдалась не только у интактных тараканов и саранчи, но и после обезглавливания (Horridge, 1962, 1965; Disterhoft, 1972).

Значительные трудности возникли при попытке продемонстрировать научение у плодовой мушки — в других отношениях идеального объекта для исследований поведения. Хотя некоторые эксперименты давали весьма противоречивые результаты (например, Murphey, 1967; Yeatman, Hirsch, 1971; Hay, 1975; Bicker, Spatz, 1967), сейчас установлено, что плодовые мушки, видимо, могут вырабатывать дифференцировочную реакцию избегания на обонятельные стимулы (Quinn et al., 1974).

Моллюски. Многие ученые заинтересовались брюхоногими моллюсками из-за относительной доступности их нервной системы. Это идеальная «простая система» для физиологического анализа. Кэндел и его сотрудники (см. Kupfermann, 1975) провели обшир-

ную серию исследований, касающихся привыкания при реакции втягивания жабры у морского моллюска *Aplysia*; у морского брюхоногого моллюска *Pleurobranchaea californica* обнаружены классические условные рефлексы и реакции избегания (Mpitsos, Davis, 1973; Mpitsos, Collins, 1975). Наземные слизни научаются избегать определенной пищи (Gelperin, 1975).

Способность к научению оказалась хорошо развитой у головоногих моллюсков, и ее интенсивно изучают на осьминогах (Boycott, Young, 1950; Wells, 1965). Поскольку способность осьминогов к привыканию и классическим условным рефлексам очевидна (см. Sanders, 1975), внимание ученых сосредоточилось на более сложных видах научения. Методы, использованные во многих из этих работ, были подвергнуты критике Биттерманом (Bittermann, 1975a) за неточность и отсутствие автоматизации.

Дьюс (Dews, 1959) продемонстрировал способность осьминогов к выработке свободно-оперантных условных реакций нажатия на рычаг. В другом случае осьминог должен был протягивать щупальце по вертикальной трубке (Crancher et al., 1972). Сазерленд (Sutherland, 1957, 1961) провел большую серию работ, которая выявила поразительную способность осьминогов к различению сложных зрительных стимулов. Уэллс (Wells, 1961; см. также гл. 10) изучал дифференцировку тактильных стимулов. При обучении отставленным реакциям выяснилось, что осьминоги правильно реагируют при отсрочке до 2 минут, но число верных реакций падает до случайного уровня при отсрочках до 4 минут (Dilly, 1963; Sanders, 1975). Было показано, что у осьминогов научение постепенно ускоряется при последовательных переделках одновременных дифференцировок, когда в качестве стимулов использовались неподвижные фигуры, а в качестве подкрепления — сардины (Mackintosh, Mackintosh, 1964).

Поскольку очевидно, что осьминоги способны к относительно сложным формам научения, хотя нервная система у них совершенно иная, чем у позвоночных, много внимания было уделено влиянию физиологических факторов на их поведение (см. Sanders, 1975).

Растения. Хотя было сделано несколько попыток исследовать «научение» у растений, «ботанической психологии» пока еще не существует. Интерес исследователей был сосредоточен на чувствительном растении *Mimosa*. В ответ на многие раздражители, включая механические, электрические и тепловые, а также разрез или затенение, листочки этого растения складываются, и весь лист быстро опускается. После повторных раздражений у *Mimosa* наблюдается утрата реактивности на электрические и механические стимулы, напоминающая привыкание у животных (Holmes, Gruenberg, 1965; Holmes, Yost, 1966; Applewhite, 1972): получены данные о специфичности в отношении стимулов и о том, что влия-

ние интенсивности стимулов и интервалов между ними здесь сходно с таковым у животных.

Хотя имелись сообщения об успешной выработке у растений условных рефлексов (Haney, 1969; Armus, 1970), в этих опытах отсутствовал необходимый контроль и описанные факты не удавалось воспроизводить (Levy et al., 1970; Applewhite, 1975). Основная трудность проведения решающего опыта с мимозой состоит в подборе такого условного стимула, на который растение вообще реагировало бы, но который сам по себе не вызывал бы реакции, которая должна стать условной.

Научение у позвоночных

Сравнительное исследование процессов научения у позвоночных обычно концентрируется на вопросах эволюции обучаемости и ее физиологической основы. Некоторые исследователи сосредоточили внимание на *количественных различиях,* сравнивая относительную способность к научению и его скорость у разных животных в определенных стандартных ситуациях. Другие искали *качественные различия* в способах научения, используемых в одних и тех же ситуациях.

В основе этих подходов лежит несколько предположений. Подоплекой многих количественных сопоставлений служит убеждение, что существует единое свойство «ума», которое варьирует у разных видов и может быть оценено с помощью стандартизированных лабораторных методик обучения. Большинство исследователей не ограничивается выявлением различий в способности к научению, а ищет различия в определенных «направлениях». При этом ожидают, что при «правильном» сравнении люди «должны» обучаться лучше, чем высшие обезьяны, а те в свою очередь лучше, чем низшие обезьяны, хищные, грызуны, птицы, рептилии, амфибии и рыбы. У некоторых такое представление основано на вере в существование scala naturae — филогенетической лестницы. Расхождение между верой в единую филогенетическую лестницу и современными представлениями о филогенетическом дереве рассмотрено Ходосом и Кэмпбеллом (Hodos, Campbell, 1969) и в главе 3 этой книги. Другие причины предположения о наличии такой линейной упорядоченности связаны с рассмотрением либо относительной сложности мозга (Hodos, 1970; Warren, 1972; Masterton, Skeen, 1972), либо относительной давности общего с человеком ископаемого предка (Bitterman, 1975b). Еще одно предположение о градации видов по способности к научению было высказано Реншем (Rensch, 1956, 1957), который полагал, что эта способность зависит от абсолютных размеров мозга.

С последними сводками данных по научению, функции мозга и эволюции читатель может ознакомиться в сборниках, вышедших под редакцией Мастертона и др. (Masterton, Hodos, Jerison, 1976; Masterton, Bitterman, Campbell, Hotton, 1976).

Количественные сравнения. Для количественных сопоставлений видов было использовано много различных задач.

Простые задачи. Видовые различия в скорости освоения относительно простых задач были рассмотрены Уорреном (Warren, 1965a, b) и Брукшайром (Brookshire, 1970). Ими не было обнаружено убедительных данных о существовании закономерных видовых различий. Брукшайр (Brookshire, 1970) рассмотрел большое число работ по выработке классических условных рефлексов и нашел значительные различия в легкости их выработки при разных соотношениях между стимулом и реакцией как у одной особи, так и в пределах вида и между видами. У кроликов, например, формирование условной реакции века требовало вдвое большего числа сочетаний, чем выработка условного рефлекса растяжения мигательной перепонки глаза (Schneiderman et al., 1962; Schneiderman, Gormezano, 1964). Учитывая эти и другие данные, Брукшайр заключил, что «чрезвычайно трудно отстаивать представление о том, что поиски количественных различий в скорости выработки условных рефлексов позволят выявить какие-то закономерные соотношения между видами по способности к научению» (Brookshire, 1970, p. 300).

Столь же мало оснований для оптимизма, если речь идет о поисках закономерных межвидовых соотношений, дает сопоставление скорости освоения других простых задач. Выработка реакции избегания по Сидмену происходит почти с одинаковой скоростью у золотых рыбок, голубей, крыс, кошек, собак, беличьих обезьян, резусов и шимпанзе (Warren, 1965a). Сходные результаты получаются при рассмотрении простых форм научения при пищевом вознаграждении и дифференцировках (Warren, 1965b). Оказалось, что крысы вырабатывают дифференцировку в Y-образном лабиринте быстрее, чем беличьи обезьяны или резусы (Rumbaugh, 1968).

Сложные задачи. Не найдя существенных межвидовых различий в способности к освоению простых задач, исследователи обратились к задачам более сложным. Отдельные сложные задачи оказались доступными только некоторым приматам. Трудно, например, представить себе, чтобы кто-нибудь, кроме обезьян, мог освоить американский язык знаков, как это удалось шимпанзе (Gardner, Gardner, 1969; Fouts, 1973; см. также гл. 6). Только обезьяны смогли научиться решать задачу Вейгла на выбор по отличию от образца. В этой задаче животное обучают выбирать предмет, отличающийся от образца по *форме*, когда предметы предъявляют на белом фоне, и выбирать отличающийся по цвету при демонстрации на черном фоне (Warren, 1965a). Однако эти задачи неприменимы для проведения широких сопоставлений, так как их, кроме обезьян, никто не решает. Задачи с отсроченной реакцией (Maier, Schneirla, 1935) и с двойным чередованием (Warren, 1965a) тоже не позволили произвести осмысленное распределение видов

по способности к научению. Столкнувшись с этим, исследователи обратились к ряду других задач.

Переделки дифференцировок. Целесообразность межвидовых сопоставлений по способности к последовательным переделкам пространственных дифференцировок подчеркивал Госсет (Gossette, 1970). Он обнаружил (Gossette, 1969) различия в обучаемости «более примитивных» и «более высокоразвитых» птиц и утверждал, что переделка пространственных дифференцировок может быть использована для выявления количественных различий в способности к научению у широкого круга позвоночных. Однако многие данные о разных видах млекопитающих трудно интерпретировать как в сопоставлении с другими млекопитающими, так и в сопоставлении с птицами (Gossette et al., 1968; Gossette, Gossette, 1967). Трудно понять, например, почему скунсы должны превосходить обезьян-саймири и почему красноклювая сорока должна превосходить их обоих.

Установка на научение. Формирование такой установки — одна из задач, наиболее широко используемых при сравнительном исследовании обучаемости позвоночных. Некоторые сравнительные данные представлены на рис. 17.2. Причины интереса к этой задаче понять нетрудно. Способности обезьян хорошо известны, тогда как тупайи, крысы и белки совсем или почти совсем не обнаруживают признаков формирования истинной установки на научение. Однако

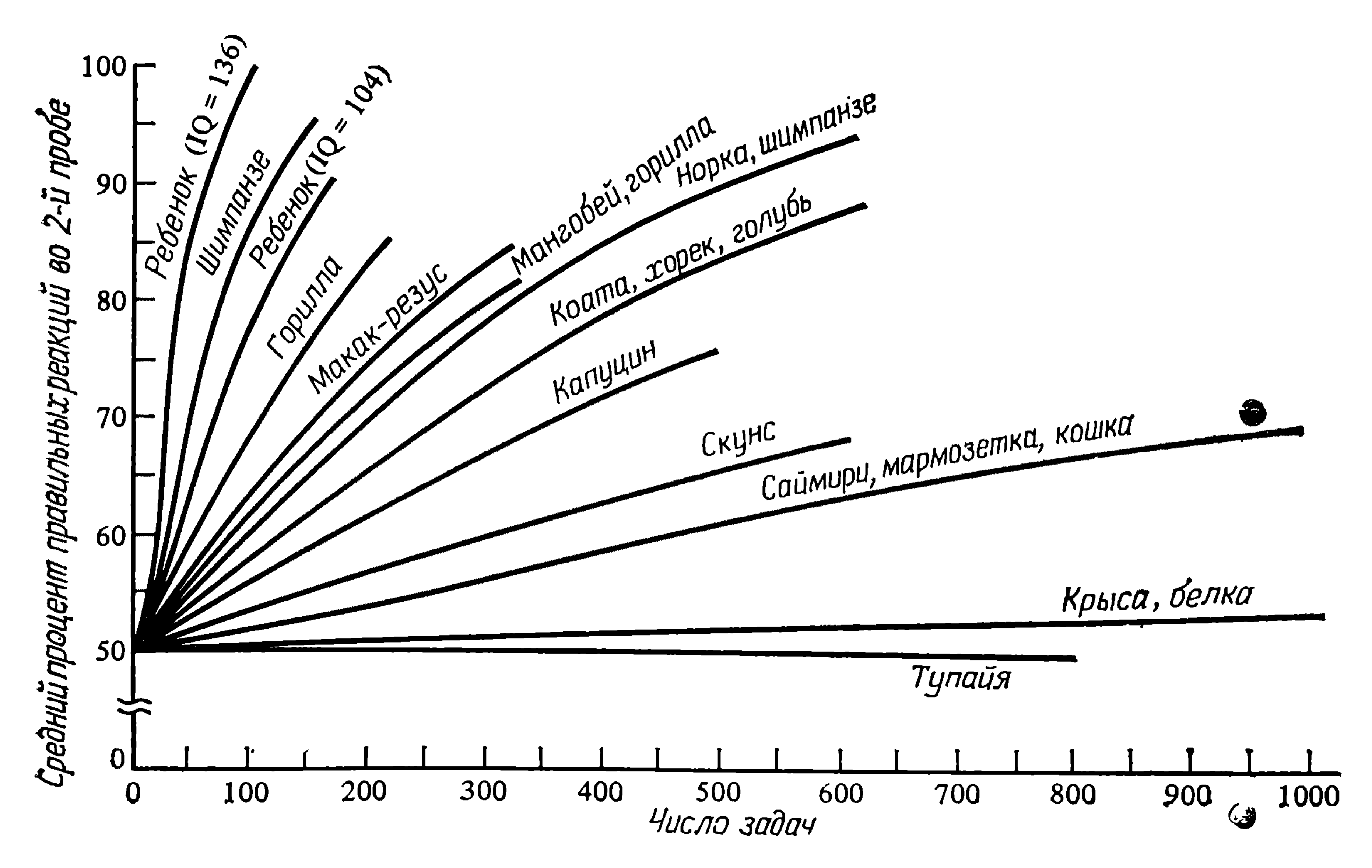


Рис. 17.2. Формирование установки на научение у представителей разных групп позвоночных. Зависимая переменная — средний процент правильных выборов во 2-й пробе каждого опыта. (Hodos, 1970.)

при интерпретации этих фактов возникают трудности. Почему у саймири и мармозеток столь низкие показатели по сравнению с хищными? Почему столь высоки показатели голубей? Почему в то время как у скворцов-майн и голубых соек было обнаружено почти столь же быстрое формирование установки на научение, как у кошек, мармозеток и беличьих обезьян (Kamil, Hunter, 1970; Hunter, Kamil, 1971), у ворон такой установки почти не наблюдалось (Hunter, Kamil, 1975).

Отставленное чередование. Мастертон и Скин (Masterton, Skeen, 1972) исследовали отставленное чередование у трех видов млекопитающих. Вместо того чтобы исследовать широкий круг видов, не рассматривая их филогенетическую историю, они выбрали три вида, расположенных, вероятно, на эволюционной ветви, ведущей к обезьянам Старого Света, — ежей, тупай и галаго. Переходя от одного из этих видов к другому, мы находим 1) более вероятную близость к предку антропоидов, 2) увеличение префронтальной системы переднего мозга и 3) возрастание способности к решению задач на чередование с длительной отсрочкой.

Критика количественных сравнений. Попытки найти закономерную группировку видов по количественным показателям способности к научению вызвали много возражений (см., например, Warren, 1973; Bitterman, 1975b). Есть по меньшей мере шесть явных оснований для критики такого подхода:

1. *Индивидуальные различия.* Одна из трудностей, возникающих при межвидовых количественных сравнениях способности к научению, обусловлена малой величиной выборок и отсутствием учета индивидуальных различий (Warren, 1973). В отношении таких форм научения, как создание установок, существуют значительные индивидуальные различия. Вот что говорит Рамбо (Rumbaugh, 1968, p. 309) о таких различиях у беличьих обезьян (*Saimiri*): «Отдельные особи у саймири до такой степени различаются по своим установкам на научение, что если взять в качестве критерия решение задачи при втором предъявлении, то при одинаковых условиях тренировки у части животных выявится вполне успешное решение задачи (более 90% правильных выборов, т. е. на уровне самых способных макаков и высших обезьян), а у другой части — столь же впечатляющее отсутствие успеха (они вообще остаются «не способными к формированию установки»). При таком разбросе индивидуальных показателей трудно интерпретировать различия в усредненных показателях разных видов и судить по ним об «уме» или развитии нервной системы.

2. *Различия в мотивации.* Неоднократно отмечалось, что различия в мотивации влияют на выполнение задач, требующих научения. Например, Левин (Levine, 1972) нашел, что различия в уровне побуждения, оцениваемые по проценту снижения веса тела в результате лишения пищи, по-разному влияют на условные реакции голубей и цыплят при последовательной переделке диф-

ференцировок. Чрезвычайно трудно обеспечить сопоставимость уровней мотивации при исследовании межвидовых различий в научении.

3. *Различия в подкреплении.* Неоднократно было показано, что различия в величине вознаграждения, так же как и в уровне мотивации, влияют на выработку требуемых реакций. Хотя существуют методы дозировки подкрепления, например метод возрастающих отношений (Hodos, 1961), они еще не применялись систематическим образом при исследовании видовых различий в обучаемости.

4. *Различия в сенсорных функциях.* У разных видов различные сенсорные системы развиты неодинаково, и стимулы той или иной модальности неодинаково эффективны в качестве условных раздражителей. Дивайн (Devine, 1970) нашел, что обучаемость капуцинов и резусов зависит не только от использованной процедуры, но и от характера стимулов, подлежащих дифференцировке. Если приматы — животные с высокоразвитым зрением, то крысы с большей готовностью отвечают на обонятельные стимулы (Nigrosh et al., 1975). При использовании обычных зрительных стимулов у крыс плохо формировалась установка на научение (см. рис. 17.2). Однако в опытах с обонятельными раздражителями оказалось, что крысы в этом отношении сравнимы с приматами, обучавшимися на зрительном материале (Slotnick, Katz, 1974, p. 796). При знакомстве с этими данными возникают серьезные сомнения в значимости сопоставлений, подобных приведенным на рис. 17.2.

5. *Различия в двигательных функциях.* Выполнение животными условных реакций отчасти зависит от их владения необходимыми двигательными навыками. Считалось, например, что гиббоны не способны к инсайту («постижению») в некоторых задачах, требующих манипуляций с веревкой. Однако требуемые действия в опыте, в котором веревки помещали на плоскую поверхность, затруднительны для руки гиббона. Когда веревки стали предъявлять в приподнятом положении, оказалось, что гиббоны способны к решению таких задач (Beck, 1967).

6. *Видоспецифическая «подготовленность».* Определенные виды адаптированы таким образом, что они оказываются «подготовленными» к одним формам обучения и «не подготовленными» к другим (Seligman, 1970). Эти видовые особенности могут очень сильно влиять на результаты научения, и несколько позже мы рассмотрим их более подробно.

Выводы относительно количественных сравнений. Нет оснований утверждать, что не существует «шкалы интеллекта», на которой можно было бы расположить различные виды животных. Однако, если она и существует, проблемы, которые нужно было бы разрешить для ее построения, настолько серьезны, что в настоящее время трудности здесь почти непреодолимы. В принципе уже есть методы для решения большинства этих проблем. Правда, все мо-

тивационные, сенсорно-перцептивные, двигательные и другие побочные факторы, влияющие на выработку условных реакций, будут приводить к недооценке обучаемости животных, но связанные с этим ошибки должны будут исправляться в результате дополнительных исследований (Hodos, 1970). Однако те, кто пытается искать закономерные количественные различия в способности к научению, должны быть готовы к длительным усилиям — нужно будет проконтролировать и уравнять множество факторов, которые могут влиять на выработку условных реакций.

Качественные различия. В сравнительной психологии позвоночных в отношении процессов научения господствовала «теория непрерывности», согласно которой в основе научения у всех позвоночных лежат одни и те же процессы (Thorndike, 1911; Skinner, 1956; Воронин, 1962). В обширной серии экспериментов Биттермана (Bitterman, 1969, 1965a, 1975b), сопровождавшихся хорошим контролем, была сделана попытка опровергнуть эту теорию, продемонстрировав систематические качественные различия в процессах научения.

Основной подход. Использованный Биттерманом подход включает два принципа: *контроль с помощью систематических вариаций* и *сравнение функциональных связей.* Биттерман (Bitterman, 1960) отмечал трудность уравнивания различий в условиях обучения для любых двух разных видов (контроль путем выравнивания). Поэтому он ввел контроль путем систематических вариаций. Хотя мы, возможно, и не в состоянии уравнять различия в экспериментальной ситуации, мы можем систематически изменять условия, чтобы оценить их влияние на научение. Так, например, если время лишения пищи действительно вносит добавочное различие между двумя видами, то можно систематически изменять это время для обоих видов в допустимых пределах и таким образом оценить влияние этой переменной. Если различие между видами связано со степенью голода, то должны быть найдены какие-то его уровни, при которых эти различия могли бы исчезнуть. Если же они не исчезают, можно быть уверенным, что они не связаны с этим систематически изменявшимся фактором.

Вместо того чтобы определять количественные различия, Битерман искал качественную разницу, которая могла бы отражать качественные особенности процессов, лежащих в основе научения у разных животных. Таким образом, Биттерман пропагандировал сравнение функциональных связей между переменными вместо сравнения абсолютных оценок. Эти принципы должны стать более ясными при рассмотрении конкретных работ Биттермана.

Переделки дифференцировок. Биттерман (Bitterman, 1965a, b) сравнил поведение разных видов животных при последовательных переделках дифференцировок. Как мы уже говорили, он отметил, что у весьма различных позвоночных, включая обезьян, крыс и

голубей, выработка дифференцировок при их последовательной переделке улучшается. В отличие от этого у костистых рыб, в том числе у золотых рыбок и тилапий, такого улучшения не наблюдалось (см., например, Bitterman et al., 1958). Биттерман (Bitterman, 1965b) отметил, что «прогрессивное улучшение переделки дифференцировок не достигается у рыб при использовании широкого диапазона экспериментальных условий, тогда как у крыс и голубей при тех же условиях оно достигается». У расписных черепах и декортицированных крыс (у крыс с удаленной корой мозга, см. гл. 11) наблюдалось улучшение навыка переделки пространственных, но не зрительных дифференцировок. Биттерман говорит по этому поводу: «Мы заключаем, что в опытах по переделке навыков используются такие интеллектуальные способности высших животных, которые совершенно не развиты у рыб, а у черепах проявляются лишь при решении ограниченного класса задач» (Bitterman, 1965b).

За время, прошедшее с 1965 года, выяснилось, что при некоторых условиях и у рыб возможно улучшение навыка переделки (см., например, Engelhardt et al., 1973). Биттерман (Bitterman, 1975b) отмечал, что «улучшение происходит лишь изредка, но оно действительно происходит». Он был более сдержан в своих выводах, чем в более ранних работах, но тем не менее утверждал, что различия в переделке дифференцировок отражают качественные различия между животными. После обсуждения методики, необходимой для демонстрации улучшения переделки у рыб, он писал: «Тот факт, что подобные уловки совершенно не нужны, чтобы наблюдать существенное улучшение переделок у других позвоночных, заставляет подозревать различие происходящих при этом процессов, и это подозрение усиливается при анализе динамики улучшения».

Вероятностное научение. Второй задачей, которая, по мнению Биттермана, выявляет качественные различия между рыбами и крысами, было вероятностное научение. В то время как у рыб наблюдался выбор, пропорциональный вероятностям подкрепления (см. гл. 16), крысы проявляли тенденцию к максимизации подкрепления, приближаясь к 100%-ному выбору чаще подкрепляемого стимула (рис. 17.3). Когда крысы не проявляют максимизации, они используют стратегии систематического выбора, но никогда не совершают выбора, пропорционального вероятностям (Bitterman, 1965a). Расписные черепахи, голуби и декортицированные крысы обнаруживают тенденцию выбора в соответствии с вероятностью подкрепления в задачах на пространственные, но не зрительные дифференцировки (Bitterman, 1965a). Однако и на этот раз различия, видимо, были не абсолютными. Выбор, пропорциональный вероятностям, у африканских тилапий, золотых рыбок, расписных черепах или голубей обнаруживается не всегда — определяющие его условия еще полностью не выяснены, —

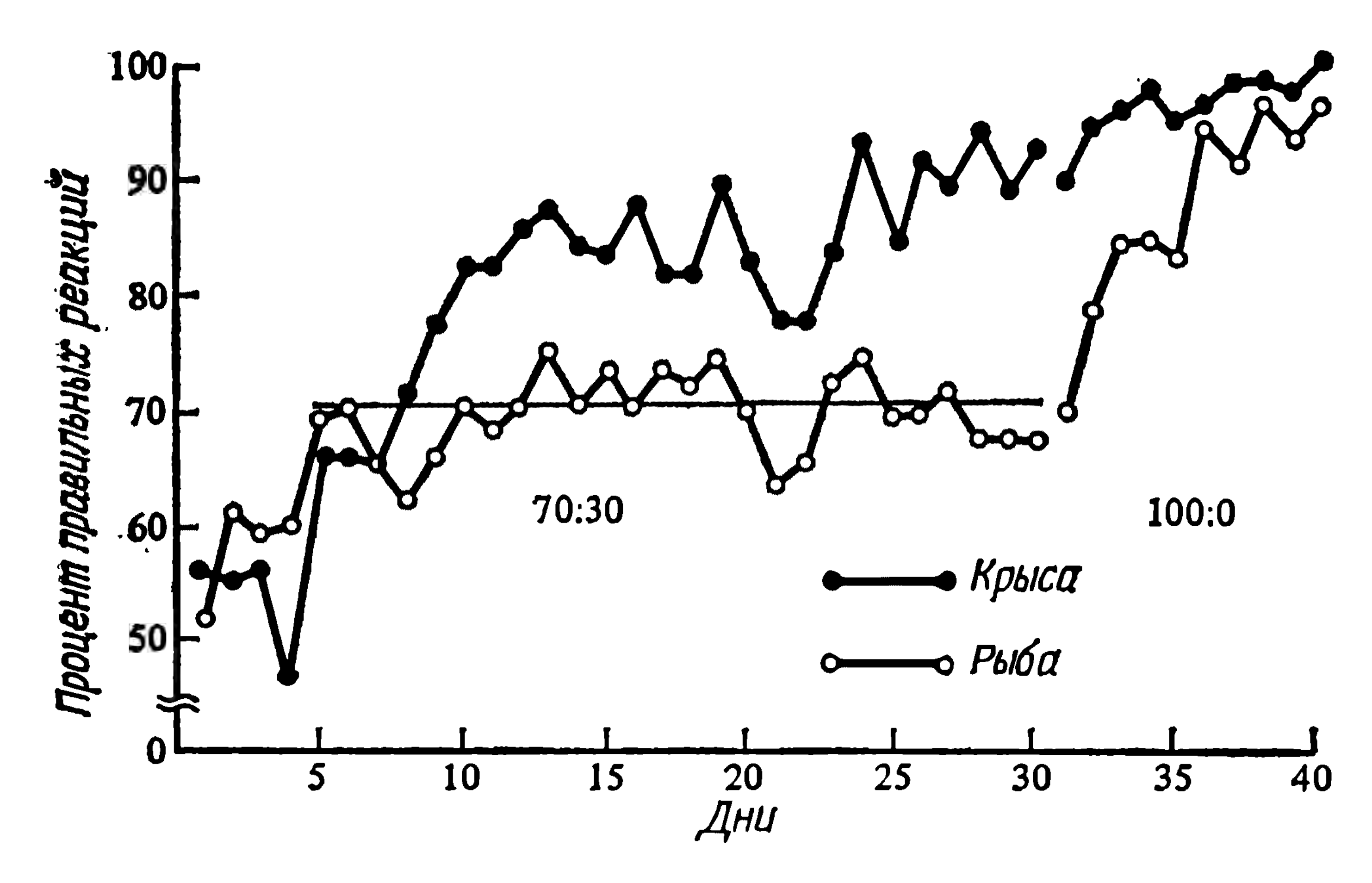


Рис. 17.3. Результаты вероятностного научения у крыс и рыб (тилапий). В то время как крысы максимизируют реакцию, у рыб реакции распределяются в соответствии с вероятностями подкрепления. (Bitterman et al., 1968.)

но он никогда не встречается у млекопитающих» (Bitterman, 1975b).

Другие задачи. Биттерман (Bitterman, 1975) приводит еще ряд задач, при решении которых поведение рыб и крыс качественно различно. Одним из примеров служит *эффект подавления* — феномен, чрезвычайно важный для разработки теории научения. Если две группы животных обучаются при использовании разных доз подкрепления, эти группы будут различаться по достигнутым результатам. Например, животные, получавшие большее подкрепление, будут бегать быстрее. После этого можно у половины животных каждой группы изменить величину подкрепления, а у остальных — контрольных — оставить ее на прежнем уровне. Если опыты проводятся с крысами, то у животных, переведенных с большего подкрепления на меньшее, скорость бега постепенно снизится до уровня более низкого, чем у животных, все время обучавшихся при меньшем подкреплении; это и есть эффект подавления. Если же такой опыт проводить на рыбах, подобного сдвига в уровне реакций не будет; рыбы, переведенные на меньшее подкрепление, будут продолжать плавать так же быстро, как и контрольные, по-прежнему получающие большое подкрепление (Lowes, Bitterman, 1967).

Другое различие между рыбами и крысами по функциональным взаимоотношениям можно обнаружить, анализируя влияние различий в дозе подкрепления на устойчивость к угашению — на число реакций, которое животные совершают в условиях угашения (гл. 16), прежде чем будет достигнут принятый критерий отсутствия реакции. Крысы, получавшие большее подкрепление, обна-

руживают меньшую устойчивость к угашению (Gonzalez, Bitterman, 1969), тогда как у рыб устойчивость к угашению больше после обучения с бóльшим подкреплением (Gonzalez et al., 1972).

Биттерман (Bitterman, 1975) указал еще несколько задач, выявляющих различие в функциональных взаимосвязях у рыб и у крыс (например, «эффект переноса на другую модальность» и «эффект частичного подкрепления»).

Хотя все эти задачи, по-видимому, тоже позволяют выявить различия между процессами, лежащими в основе научения у крыс и у рыб, нужно отметить, что им посвящено гораздо меньше работ, чем вероятностному научению и переделке дифференцировок. Действительно ли это качественные, а не количественные различия, можно будет сказать лишь после дополнительных исследований.

Выводы относительно качественных сравнений. Исследуя различия в функциональных взаимосвязях вместо количественных различий в показателях научения, мы сводим к минимуму трудности, рассмотренные в разделе о количественных сравнениях. Однако их никогда нельзя устранить полностью. Хотя контроль путем систематических вариаций — это как будто бы надежная процедура, очевидно, что его невозможно применить ко всем потенциально значимым переменным для каждого вида (если только кто-нибудь не найдет секрет бессмертия). Более ранние результаты качественных сравнений позволяют предположить наличие истинных качественных различий, но величина этих различий уменьшалась с увеличением числа работ по переделке дифференцировок и вероятностному научению. Отнесение различий к «качественным» кажется натянутым, когда они проявляются в одних условиях и не проявляются в других. Хотя кажется вполне вероятным, что у столь разных животных, как лабораторные крысы и костистые рыбы, действительно могут быть существенные различия в процессах, лежащих в основе научения, все же качественная природа таких различий до сих пор еще убедительно не доказана. Однако тот, кто занимается сравнительной физиологией научения, должен многое извлечь из контролируемых процедур и параметрических вариаций, использованных Биттерманом в его исследовательской программе.

АДАПТИВНАЯ РОЛЬ НАУЧЕНИЯ

Исследование научения в аспекте эволюционной истории в основном касалось общих процессов и способностей, оцениваемых по решению набора стандартных лабораторных задач. Хотя аппаратуру обычно видоизменяют в соответствии с сенсорными и двигательными особенностями животных различных видов, цель состоит в получении эквивалентных оценок общих процессов в стандартизированных ситуациях.

Другой подход к исследованию эволюции обучаемости и лежащих в ее основе процессов был результатом продолжавшегося в шестидесятых — семидесятых годах взаимодействия этологов и специалистов по сравнительной психологии. Сторонники этого подхода рассматривают научение в связи со *специфическими* адаптациями для выживания и размножения в тех особых условиях, в которых данный вид эволюционировал. Они подчеркивают специфическую приспособленность процессов научения к биологически значимым взаимоотношениям, а не оценивают общность процессов научения с помощью стандартизированных лабораторных задач. Из глав 14 и 15 мы знаем, что многие формы поведения, включая половое и общественное, сон и взаимоотношения хищника и жертвы, могут быть поняты как специфические адаптации, выполняющие определенную функцию в связи с образом жизни данного вида в естественной среде. Розин и Кэлат (Rozin, Kalat, 1971, p. 459) формулируют это так: «Мы предлагаем рассматривать научение и память как любой другой биологический признак, подверженный действию естественного отбора и потому приспособленный для решения задач специфических типов».

Благодаря взаимодействию этологии и сравнительной психологии возникла волна интереса к рассмотрению «лабораторных» процессов научения в связи с видоспецифическими формами поведения, приспособленными для функционирования в естественных условиях. Этот интерес привел к появлению разнообразных теорий, предназначенных для того, чтобы объяснить многообразие явлений, наблюдаемых в лаборатории, не как проявление общих законов, а скорее как результат проявления видоспецифических особенностей, связанных с природными условиями жизни (Breland, Breland, 1961; Glickman, Schoff, 1967; Glickman, 1973; Bolles, 1970; Staddon, Simmelhag, 1971; Shettleworth, 1975).

Поскольку нельзя на нескольких страницах полностью охватить все значение принятия такой перспективы, заинтересованный читатель может обратиться к любому из нескольких хороших обзоров и источников соответствующей информации (Seligman, 1970; Seligman, Hager, 1972; Shettleworth, 1972; Hinde, Stevenson-Hinde, 1973). Мы попытаемся рассмотреть некоторые следствия применения эколого-этологической стратегии в исследовании научения.

Обучаемость, процессы, лежащие в ее основе, и их связь с видоспецифическим поведением

Эколого-этологическая стратегия при исследовании научения позволяет в новом свете рассмотреть две важные проблемы. Во-первых, в биологически значимых ситуациях животное часто совершает действия, которые намного превосходят его способности, определенные в стандартных лабораторных условиях. Таким об-

разом, оценки способности данного вида к научению могут быть намного занижены, если они основываются только на хорошо контролируемых, но произвольных лабораторных задачах.

Во-вторых, вполне возможно, что в разных ситуациях могут действовать разные законы. «Выражаясь биологически, нет причин допускать, что должен существовать обширный набор универсальных законов научения, независимых от ситуаций, в которых они проявляются... „Законы" научения, связанного с питанием, не обязательно должны быть теми же, что и связанные с другими системами; способность к научению в одной области не означает, что такая же способность проявится и в других областях» (Rozin, Kalat, 1971, p. 459, 460). Хотя энтузиасты эколого-этологического подхода расходятся во взглядах на вероятную степень общности законов научения (см. Seligman, 1973), многие верят, что существуют некоторые различия, зависящие от конкретной функции изучаемых форм поведения.

Выработка вкусового отвращения. Открытия, которые более чем какие-либо другие оказали воздействие на развитие эколого-этологического подхода к научению, касались формирования вкусового отвращения. Эксперименты показали, что крысы приспособлены, или «подготовлены», к образованию одних ассоциаций больше, чем к образованию других. Гарсия и Кёллинг (Garcia, Koelling, 1966) установили, что если болезненное состояние, вызываемое рентгеновским облучением или инъекцией хлористого лития, сочетать со скармливанием веществ, имеющих характерный вкус, то этот вкус ассоциируется с болезненным состоянием и крысы снижают потребление пищи с таким привкусом. Но если болезненное состояние ассоциируется со зрительно-слуховыми стимулами, аналогичного результата не наблюдается. Когда, однако, вместо болезненного состояния используется электрический удар, ассоциации легче формируются с зрительно-слуховыми стимулами, чем со вкусовыми. Похоже, что крысы подготовлены связывать болезненное состояние с вкусовыми признаками, а электрический удар — со зрительно-слуховыми. Вероятное адаптивное значение этого вполне очевидно. Если бы дикой крысе случилось проглотить небольшое количество яда или другой токсичной пищи, то для нее было бы очень полезно научиться избегать есть пищу с тем же вкусом. С этим выводом согласуются данные о том, что дикие крысы, выжившие после попытки их отравления, начинают бояться приманок, и отравить их становится очень трудно (Barnett, 1963).

Пожалуй, самая поразительная особенность выработки вкусового отвращения — это ее течение во времени. В большинстве лабораторных ситуаций подкрепление должно следовать за стимулом приблизительно через несколько секунд. Напротив, отвращение к пище может возникнуть в том случае, если болезненные ощущения появляются больше чем через час после ее поедания

(Garcia et al., 1966). Преимущества такой системы в естественных условиях очевидны. Отравленная крыса заболевает лишь спустя некоторое время после того, как она съела яд. Поскольку в промежутке крыса может посетить много мест, возможность связать болезненное состояние с новым вкусовым ощущением, испытанным ранее, дает большую выгоду. Открытие того факта, что при создании биологически значимых ассоциаций между реакцией и подкреплением возможны необычно долгие интервалы, показывает, что можно прийти к совершенно новым представлениям о способностях животных, если рассматривать научение в связи с адаптацией к естественной среде обитания.

Дальнейшие исследования отвращения к пище велись в разных направлениях (см. Garcia et al., 1974). В отличие от крыс виргинские куропатки — вид с гораздо более развитым зрением, чем крысы, — оказались способны после получасовой отсрочки вырабатывать отвращение к пище на основе как зрительных, так и вкусовых признаков. Зрительные признаки даже более действенны для куропаток (Wilcoxon et al., 1971). Вкусовое отвращение было обнаружено у змей при использовании дождевых червей как новой пищи, сопровождаемой инъекцией хлористого лития через 30 минут (Burghardt et al., 1973), а также у детенышей морской свинки, у которых новой пищей был сахар, а раствор хлористого лития вводился также через 30 минут (Kalat, 1975). Даже влагалищные выделения самки хомячка, которые в норме привлекают самцов, с помощью этой методики были наделены способностью их отталкивать (Johnson, Zahorik, 1975). Образование ассоциации между действием хлористого лития и добычей было изучено у койотов и волков, причем были получены предварительные данные о возможности использовать этот метод для того, чтобы отучить койотов убивать и поедать овец (Gustavson et al., 1976).

Нужно отметить, что интерпретация опытов Гарсиа и его сотрудников оспаривалась и стала предметом дискуссии (Bitterman, 1975b, 1976; Garcia et al., 1976; Krane, Wagner, 1975).

Отсроченные реакции у роющих ос. У некоторых видов млекопитающих при выработке отсроченных реакций в лабораторных условиях максимальное время задержки измеряется минутами и секундами (Maier, Schneirla, 1935). Берендс (см. Tinbergen, 1957) изучал у роющих ос поведение, приблизительно сходное с изучаемыми в лаборатории задачами на отсроченные реакции. У роющих ос самка приносит пищу (гусениц) для личинок в несколько различных норок каждый день. Она определяет, сколько гусениц нужно для данной норки, осматривая норки каждое утро. Если изменить содержимое норки до ее посещения осой, это повлияет на число гусениц, которых она принесет в этот день. Изменения, произведенные после ее визита, остаются без последствий. Таким образом, самка в течение всего дня сохраняет информацию о количестве корма, которое нужно доставить в каждую из гнездовых

норок. В этой биологически значимой ситуации способность осы иметь дело с довольно сложной информацией оказалась намного выше того, что могло бы проявиться в стандартных лабораторных опытах.

Другие биологически значимые реакции. Результаты обучения животных некоторым биологически значимым задачам оказались намного более высокими, чем то, что обычно наблюдается в чисто лабораторных ситуациях. Например, выработка избегания у лягушек и жаб во многих задачах может быть очень медленной (Boice, 1970a; Yaremko et al., 1974). Однако жабы научаются избегать поедания пчел и сходных с ними по окраске насекомых после нескольких попыток (Brower, Brower, 1962).

Исследуя астронавигацию у синей овсянки, Эмлен (Emlen, 1975) получил данные о том, что молодые птицы знакомятся с расположением звезд, наблюдая за их перемещениями. Такую информацию вряд ли могло бы усвоить животное, не приспособленное к этому от природы.

Видовые различия в предмете научения

Виды животных значительно различаются между собой по той роли, которую играет научение в развитии видоспецифического поведенческого репертуара: разные виды обучаются совершенно разным вещам.

Пение птиц. Пожалуй, наиболее ясным примером видовых различий такого рода служит пение птиц (см. гл. 9). Некоторые виды могут полностью воспроизводить видоспецифическую песню, никогда не слышав пения других особей, а некоторые должны его слышать (Nottebohm, 1972). Стимулы, способные изменить развитие пения, у разных птиц различны. У белоголовой воробьиной овсянки, например, песни других видов почти не влияют на развитие пения (Marler, 1970). Эти птицы наделены своего рода «матрицей», которая нечувствительна к песням других птиц, но изменяется под влиянием видоспецифического пения. Звукоподражание у скворцов-майн в естественных условиях характеризуется подобной же специфичностью (Bertram, 1970). Майны не только не подражают птицам других видов, но, как выяснилось, избирательно реагируют только на крики особей своего пола.

Обучение выбору пищи. У многих видов очень важным аспектом развития поведения является выработка пищевых предпочтений. Многим животным приходится учиться тому, какая пища для них пригодна. Крысята, по-видимому, учатся выбору пищи на основе двух механизмов (Galef, 1976). Вкусовые особенности материнского молока позволяют молодым животным узнать, чем питается мать, и заставляют их предпочитать пищу того же типа (Galef, Sherry, 1973). Кроме того, крысята обычно впервые при-

нимают твердую пищу вблизи от взрослых животных и поэтому едят то же, что и они (Galef, Clark, 1971).

В серии экспериментов Хогена (Hogan, 1973a — c) было изучено развитие распознавания пищи у цыплят. Хоген отмечает, что «многие механизмы, которые ведут цыпленка к его цели, по-видимому, специально приспособлены к условиям, с которыми сталкивается только что вылупившийся цыпленок, и эти механизмы часто совершенно не согласуются с некоторыми законами традиционной теории научения. Критический, или чувствительный, период, ассоциация с длительной отсрочкой и подкрепление реакций клевания без сопутствующего различения предметов, на которые оно направлено, — все эти моменты играют роль в развитии узнавания пищи» (Hogan, 1973c, p. 136).

Индивидуальное узнавание сородичей. Разные виды птиц различаются в отношении распознавания других особей. По-видимому, оно не характерно для дневных территориальных певчих птиц (Etkin, 1964). Молодые стайные птицы, такие, как цыплята и утята, способны хорошо узнавать своих матерей и следовать за ними, как это описано в главе 8, в разделе о запечатлении привязанности. Индивидуальное узнавание сородичей у взрослых стайных птиц очень важно в связи с созданием иерархии доминирования. У кур наиболее вероятной основой индивидуального узнавания служит гребень в сочетании с клювом или сережками (Candland, 1969).

У колониально гнездящихся береговых птиц индивидуальное распознавание очень существенно как для членов супружеской пары, так и для родителей и их потомков. Без такого узнавания родительские заботы могли бы распространяться на чужих птенцов (см. гл. 15). Поразительно, что во многих случаях это узнавание основано на индивидуальных особенностях голосовых сигналов (Beer, 1970).

Видоспецифические оборонительные реакции. Боллс (Bolles, 1970) в своей очень важной статье критиковал положения традиционной теории научения применительно к избеганию. Он отметил, что в лабораторных условиях животные решают некоторые задачи на избегание быстрее, чем другие, и высказал предположение, что эти различия могут быть поняты при учете видоспецифических оборонительных реакций. Согласно Боллсу, животные в природе не учатся избегать опасности постепенно, как можно было бы заключить из лабораторных данных: тогда они погибали бы прежде, чем научение закончится. Скорее новые или неожиданные стимулы вызывают проявление *врожденных* оборонительных реакций. «Научение» будет быстрым, если реакция избегания, которую нужно выработать у животного, представляет собой одну из его оборонительных реакций, характерных для данной ситуации, или близка к ней. Но когда животное обучают реакции, несовместимой с его видоспецифическим оборонительным поведением, она будет

усваиваться очень медленно. Например, гораздо труднее заставить крысу поворачивать колесо или нажимать на рычаг, чтобы избежать электрического удара, чем научить ее убегать из опасной зоны. Предположения Боллса послужили стимулом для интенсивного исследования связи между видоспецифическими оборонительными реакциями и выработкой избегания, и полученные результаты в целом соответствуют его гипотезе (Petersen, Lyon, 1975; Osborne et al., 1976).

Факторы, ограничивающие научение

Анализируя механизмы, определяющие избирательность научения у разных видов, различные авторы говорят о «подготовленности» (Seligman, 1970), о «биологических границах научения» (Seligman, Hager, 1972) или об «ограничениях» (Shettleworth, 1972; Hinde, Stevenson-Hinde, 1973). Нужно заметить, что все эти слова указывают на некую предрасположенность и ограничения в отношении того, чему может обучиться тот или иной вид животных. Такие предрасположенности и ограничения связаны с особенностями значимых стимулов, ответов и подкреплений, а также с взаимодействием всех этих трех факторов и, наконец, со временем, когда происходит научение (Shettleworth, 1972; Hinde, 1973).

Ограничения, связанные со стимулами. Некоторые ограничения связаны с природой стимулов, используемых при обучении. Так, крысы обычно хуже реагируют на зрительные стимулы, чем на обонятельные (Nigrosh et al., 1975). Осьминоги чувствительны к различиям в весе предметов, но они, видимо, не способны использовать эту информацию для выработки дифференцировки (Wells, 1961; см. также гл. 10).

Ограничения, связанные с реакциями. Ограничения могут быть обусловлены природой вырабатываемых реакций. Например, требование, чтобы обычно пассивные лягушки и жабы совершали реакцию активного избегания, может быть несовместимым с тенденциями, преобладающими у животного в данной ситуации.

Ограничения, связанные с природой подкрепления. Некоторые ограничения могут определяться природой специфических подкрепляющих факторов, применяемых в специфической ситуации. Хоген (Hogan, 1967) сравнил научение у сиамских бойцовых рыбок при подкреплении пищей или отражением самой рыбки в зеркале. В то время как быстрота научения была в обоих случаях сходной, асимптотическая скорость подплывания к зеркалу была ниже и более изменчива, чем скорость подплывания к пище. Угашение подплывания к зеркалу также происходило гораздо быстрее. Когда были введены определенные режимы подкрепления, число реакций увеличивалось с увеличением доли «правильных» ответов, необходимой для получения пищи. При подкреплении отражением в зеркале такого увеличения не происходило (Hogan et al., 1970).

Ограничения, обусловленные взаимодействиями стимула и реакции. Некоторые ограничения зависят от специфического взаимодействия стимулов и реакций. Например, при обучении пению белоголовой воробьиной овсянки эффективна только видоспецифическая песня (Marler, 1970). Вероятно, у этой птицы можно было бы вырабатывать дифференцировочные оперантные реакции на песни птиц других видов, но при обучении специфической реакции пения этот стимул неэффективен.

Ограничения, связанные с взаимодействием стимула и подкрепления. Превосходный пример такого ограничения мы находим в упомянутой выше работе Гарсиа на крысах (см., например, Garcia, Koelling, 1966). Зрительно-слуховые сигналы в отличие от вкусовых легко ассоциируются у крыс с электрическим ударом; вкусовые же стимулы легче ассоциируются с болезненным состоянием, чем зрительно-слуховые.

Ограничения, обусловленные взаимодействием реакции с подкреплением. Иногда научению препятствует специфическое взаимодействие между реакцией, которая должна быть выработана в качестве условной, и используемым в данной задаче подкреплением. Например, колюшек легко научить проплывать через кольцо или кусать стержень, когда в качестве подкрепления используется демонстрация готовой к икрометанию самки (Sevenster, 1968). Но если в случае проплывания через кольцо наблюдается высокая частота реакций, для реакции кусания стержня характерна низкая частота. Это различие объясняется как результат несовместимости реакции кусания, характерной для проявлений агрессивности, с сексуальной природой подкрепления.

Вторым примером взаимодействия между реакцией и подкреплением может служить спонтанное формирование инструментальной реакции (autoshaping). Голодного голубя помещают в камеру для инструментального обучения и время от времени дают ему пищу независимо от его поведения. Если перед каждой подачей пищи ненадолго освещать рычаг, то птица начнет клевать его, даже не получая за это подкрепления (Brown, Jenkins, 1968). Более того, птицы продолжают клевать рычаг даже тогда, когда клевание препятствует появлению пищи (Williams, Williams, 1969).

Шетлуорт (Shettleworth, 1975) изучил набор из 20—24 взаимоисключающих друг друга форм поведения у хомячков. Некоторые из них, особенно связанные с локомоцией и активным контактом со средой, усиливались, когда у голодных хомячков приближалось время кормления. Другие поведенческие акты, такие, как «умывание» и запаховое маркирование, перед едой были подавлены. В последующих экспериментах Шетлуорт производил подкрепление, если хомячки в течение определенного промежутка времени совершали определенный поведенческий акт. При этом те акты, которые обычно предшествуют еде, при их подкреплении стали проявляться чаще, тогда как в отношении других этого от-

мечено не было. Например, если подкреплялось рытье, осмотр окружающего на задних лапках или царапанье, время, приходившееся на эти акты, значительно возрастало. Если же подкреплялось умывание, чесание или запаховая маркировка, этого не происходило. Шетлуорт высказал предположение, что условнорефлекторные механизмы облегчают «только те формы поведения, которые соответствуют ожидаемому подкреплению, а не любые подкрепляемые реакции, как это обычно считается» (Shettleworth, 1975, p. 56).

Ограничения, связанные с чувствительными периодами. Последний фактор, лимитирующий научение, связан с различными стадиями развития. Такие «чувствительные» периоды для научения ясно проявляются в феномене запечатления привязанности (Hess, 1959) и при формировании песни у птиц (Marler, 1970).

Выводы относительно адаптивной функции научения

Волна интереса, который выразился в исследовании приспособительного аспекта процессов научения, принесла новые интригующие данные и способствовала возрождению сравнительного подхода к анализу этих процессов. Поскольку разные ученые рассматривали роль каких-то специфических способностей к научению и того, что их лимитирует, в исследовании научения открылись совершенно новые перспективы. Однако было бы ошибкой полностью игнорировать все работы традиционного направления. Они по-своему были основаны на здравой методологии и дали ряд важных принципов. Исчерпывающее понимание процессов научения должно быть результатом объединения различных подходов к разным вопросам.

Основная задача исследований в 80-е годы может лежать в области интеграции различных сведений о развитии, механизмах, эволюции и адаптивной роли научения. Хотя эти аспекты поведения часто изучаются разными авторами, преследующими разные цели, значение этих различий легко преувеличить. Мы возвращаемся к основной теме этой книги. Для полного понимания поведения требуются наблюдения и описания, но за ними должны следовать все четыре класса вопросов, которые могут быть заданы относительно поведения, — вопросы относительно развития, механизмов, эволюции и адаптивного значения. Нужно надеяться, что информация о научении, собранная с выделением разных аспектов, может быть объединена таким образом, что этот важный феномен будет понят.

КРАТКИЕ ВЫВОДЫ

Исследование научения у беспозвоночных касалось прежде всего вопроса о том, способны ли к нему представители различных

таксономических групп. У простейших установлено наличие привыкания, но способность их к ассоциативному научению еще окончательно не доказана. У планарий продемонстрировано как классическое, так и инструментальное научение. Ассоциативное научение было обнаружено у кольчатых червей, насекомых и моллюсков.

Изучение количественных различий в обучаемости разных животных сопряжено с трудностями подбора равноценных условий и интерпретации результатов. Были обнаружены некоторые различия в выполнении животными таких задач, как переделка дифференцировок, формирование установки на научение и отставленное чередование. Источником сомнений относительно интерпретации таких данных является существование индивидуальных различий, а также различий в мотивации, подкреплении, сенсорных функциях, двигательных возможностях и видоспецифической предрасположенности.

Поиски качественных различий в процессах, опосредующих научение, основано на сравнении функциональных отношений и контроле путем систематических вариаций. Хотя некоторые различия были найдены, их истолкование как «качественных» остается в какой-то степени спорным.

В результате взаимодействия между этологами и специалистами по сравнительной психологии усилилось внимание к специфическим адаптациям, связанным с научением. Было установлено влияние таких моментов, как «предрасположенность» и «факторы, ограничивающие научение». Эколого-этологический анализ привел к новым представлениям относительно обучаемости различных животных и природы процессов, лежащих в ее основе. Разные виды значительно различаются в отношении того, чему они могут научиться. Ограничения здесь могут быть связаны с природой стимулов, реакций или подкрепления, с взаимодействием этих трех факторов и со стадией развития животного.

Полное понимание поведения может быть достигнуто лишь тогда, когда после наблюдения и описания будут также изучены вопросы развития поведения, его механизмов, эволюции и адаптивной роли.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Adkins E. K. Functional castration of the Japanese quail. Physiology and Behavior, 1973, **10**, 619—621.
Adkins E. K. Hormonal basis of sexual differentiation in the Japanese quail. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1975, **89**, 61—71.
Adkins E. K., Adler N. T. Hormonal control of behavior in the Japanese quail. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1972, **81**, 27—36.
Adler N. T. Effects of the male's copulatory behavior on successful pregnancy of the female rat. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1969, **69**, 613—622.
Adler N. T. The behavioral control of reproductive physiology. In: W. Montagna, W. A. Sadler (Eds.), Reproductive behavior. New York: Plenum 1974, pp. 259—286.
Adler N., Bermant G. Sexual behavior of male rats: Effects of reduced sensory feedback. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1966, **61**, 240—243.
Adler N. T., Resco J. A., Goy R. W. The effect of copulatory behavior on hormonal change in the female rat prior to implantation. Physiology and Behavior, 1970, 5, 1003—1007.
Adler N. T., Zoloth S. R. Copulatory behavior can inhibit pregnancy in female rats. Science, 1970, **168**, 1480—1482.
Ahlskog J. E., Randall P. K., Hoebel B. G. Hypothalamic hyperphagia: Dissociation from hyperphagia following destruction of noradrenergic neurons. Science, 1975, **190**, 399—401.
Alcock J. The evolution of the use of tools by feeding animals. Evolution, 1972, **26**, 464—473.
Alcock J. Cues used in searching for food by red-wing blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). Behavior, 1973, **46**, 174—187.
Alcock J. Animal behavior: An evolutionary approach. Sunderland, Mass.: Sinauer, 1975.
Alexander R. D. The evolution of mating behavior in arthropods. In: K. C. Highnam (Ed.), Insect reproduction. London: Royal Entomological Society, 1964, pp. 78—94.
Alexander R. D., Arthropods. In: T. A. Sebeck (Ed.), Animal communication: Techniques of study and results of research. Bloomington, Ind.: Indiana University Press, 1968, pp. 167—216.
Alexander R. D. The evolution of social behavior. Annual Review of Ecology and Systematics, 1974, 5, 325—383.
Alexander R. D., Brown W. L., Jr. Mating behavior and the origin of insect wings. Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan, 1963, **628**, 1—19.
Allison T., Van Twyver H. The evolution of sleep. Natural History, 1970, **79**(2), 56—65.
Altman J., Sudarshan K. Postnatal development of locomotion in the laboratory rat. Animal Behaviour, 1975, **23**, 896—920.
Altmann M. Naturalistic studies of maternal care in moose and elk. In: H. L. Rheingold (Ed.), Maternal behaviour in mammals. New York: Wiley, 1963, pp. 233—253.

Altmann S. A. Baboons, space, time, and energy. American Zoologist, 1974, **14,** 221—248.

Andersen D. C., Armitage K. B., Hoffmann R. S. Socioecology of marmots: Female reproductive strategies. Ecology, 1976, **57,** 552—560.

Andrew R. J. The origin and evolution of the calls and facial expressions of the primates. Behaviour, 1963, **20,** 1—109.

Andrew R. J. Recognition processes and behavior, with special reference to effects of testosterone on persistence. Advances in the Study of Behavior, 1972, **4,** 175—208.

Anonymous. Effects of sexual activity on beard growth in man. Nature, 1970, **226,** 869—870.

Applewhite P. B. Similarities in protozoan and flatworm habituation behavior. Nature New Biology, 1971, **230,** 284—285.

Applewhite P. B. Behavioral plasticity in the sensitive plant, *Mimosa.* Behavioral Biology, 1972, **7,** 47—53.

Applewhite P. B. Learning in bacteria, fungi, and plants. In: W. C. Corning, J. A. Dyal, A. O. D. Willows (Eds.), Invertebrate learning: Vol. 3. Cephalopods and echinoderms. New York: Plenum, 1975, pp. 179—186.

Applewhite P. B., Gardner F. T. Theory of protozoan habituation. Nature New Biology, 1971, **230,** 285—287.

Applewhite P. B., Gardner F. T. Tube-escape behavior of paramecia. Behavioral Biology, 1973, **9,** 245—250.

Arai Y., Gorski R. A. Effect of anti-estrogen on steroid induced sexual receptivity in ovariectomized rats. Physiology and Behavior, 1968, **3,** 351—353.

Archer J. Effects of aggresive behavior on the adrenal cortex in male laboratory mice. Journal of Mammalogy, 1970, **51,** 327—332.

Archer J. Tests for emotionality in rats and mice: A review. Animal Behaviour, 1973, **21,** 205—235.

Armitage K. B. Social behaviour of a colony of the yellowbellied marmot (*Marmota flaviventris*). Animal Behaviour, 1962, **10,** 319—331.

Armus H. L. Conditioning of the sensitive plant, *Mimosa pudica.* In: M. R. Denny, S. C. Ratner (Eds.), Comparative psychology: Research in animal behavior. (2d ed.), Homewood, Ill.: Dorsey, 1970, pp. 597—600.

Aronson L. R., Cooper M. L. Desensitization of the glans penis and sexual behavior in cats. In: M. Diamond (Ed.), Reproduction and sexual behavior. Bloomington, Ind.: Indiana University Press, 1968, pp. 51—82.

Aschoff J. Exogenous and endogenous components in circadian rhythms. Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology, 1960, **25,** 11—26.

Atz J. W. The application of the idea of homology to behavior. In: L. R. Aronson, E. Tobach, D. S. Lehrman, J. S. Rosenblatt (Eds.). Development and evolution of behavior. San Francisco: Freeman, 1970, pp. 53—74.

Avis H. H. The neuropharmacology of aggression: A critical review. Psychological Bulletin, 1974, **81,** 47—63.

Bacon W. E., Stanley W. C. Reversal learning in neonatal dogs. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1970, **70,** 344—350.

Baggerman B. Some endocrine aspects of fish migration. General and Comparative Endocrinology, 1962, Suppl. 1, 188—205.

Baker R. H. Nutritional strategies of myomorph rodents in North American grasslands. Journal of Mammalogy, 1971, 52, 800—805.

Balaban M., Hill J. Perihatching behavior patterns of chick embryos (*Gallus domesticus*). Animal. Behaviour, 1969, **17,** 430—439.

Baldwin J. D. The ontogeny of social behavior in squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*) in a semi-natural environment. Folia Primatologica, 1969, **11,** 35—79.

Baldwin J. D. The social organization of a semifree-ranging troop of squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). Folia Primatologica, 1971, **14,** 23—50.

Bamber R. T., Boice R. The labirinth method of comparing wild and domestic rats: Origins of animal psychology revisited. Psychonomic Science, 1972, **29,** 161—163.

Barash D. P. The social biology of the Olimpic marmot. Animal Behaviour Monographs, 1973a, **6**, 171—245.
Barash D. P. Social variety in yellow-bellied marmot (*Marmota flaviventris*). Animal Behaviour, 1973b, **21**, 579—584.
Barash D. P. The evolution of marmot societies: A general theory. Science, 1974, **185**, 415—420.
Barber H. S. North American fireflies of the genus *Photuris*. Smithsonian Institution Miscellaneous Collections, 1951, **117**, 1—58.
Bard P. The hypothalamus and sexual behavior. Research Publications of the Association for Research in Nervous and Mental Diseases, 1940, **20**, 551—579.
Barfield R. J. Activation of sexual and aggressive behavior by androgen implanted into the male ring dove brain. Endocrinology, 1971, **89**, 1470—1476.
Barfield R. J., Geyer L. A., Sexual behavior: Ultrasonic postejaculatory song of the male rat. Science, 1972, **176**, 1349—1350.
Barfield R. J., Wilson C., McDonald P. G. Sexual behavior: Extreme reduction of postejaculatory refractory period by midbrain lesions in male rats. Science, 1975, **189**, 147—149.
Barlow G. W., Green R. F. The problems of appeasement and of sexual roles in the courtship behavior of blackchin mouthbreeder, *Tilapia melanotheron* (Pisces: Cichlidae). Behaviour, 1970, **36**, 84—115.
Barnett S. A. A study in behaviour. London: Methuen, 1963.
Barnett S. A., Cowan P. E. Activity, exploration, curiosity, and fear: An ethological study. Interdisciplinary Science Reviews, 1976, **1**, 43—62.
Barnett S. A., Walker K. Z. Early stimulation, parental behavior, and the temperature of infant mice. Development Psychobiology, 1974, **7**, 563—577.
Bateman A. J. Intra-sexual selection in *Drosophila*. Heredity, 1948, **2**, 349—368.
Bateson P. P. G. Imprinting. In: H. Moltz (Ed.), The ontogeny of vertebrate behavior. New York: Academic Press, 1971, pp. 369—387.
Bayroff A. G. The experimental social behavior of animals: II. The effect of early isolation of white rats on their competition in swimming. Journal of Comparative Psychology, 1940, **29**, 392—306.
Beach F. A. Effects of injury to the cerebral cortex upon sexually-receptive behavior in the female rat. Psychosomatic Medicine, 1944, **6**, 40—55.
Beach F. A. The snark was a boojum, American Psychologist, 1950, **5**, 115—124.
Beach F. A. The descent of instinct. Psychological Review, 1955, **62**, 401—410.
Beach F. A. Evolutionary aspects of psychoendocrinology. In: A. Roe and G. G. Simpson (Eds.), Behavior and evolution. New Haven, Conn.: Yale University Press, 1958, pp. 81—102.
Beach F. A. Experimental investigations of species-specific behavior. American Psychologist, 1960, **15**, 1—18.
Beach F. A. Ontogeny of «coitus-related» reflexes in the female guinea pig. Proceedings of the National Academy of Sciences, USA, 1966, **56**, 526—533.
Beach F. A. Cerebral and hormonal control of reflexive mechanisms involved in copulatory behavior. Physiological Reviews, 1967, **47**, 289—316.
Beach F. A. Effects of gonadal hormones on urinary behavior in dogs. Physiology and Behavior, 1974, **12**, 1005—1013.
Beach F. A. Behavioral endocrinology: An emerging discipline. American Scientist, 1975, **63**, 178—187.
Beach F. A. Sexual attractivity, proceptivity, and receptivity in female mammals. Hormones and Behavior, 1976, **7**, 105—138.
Beach F. A., Jordan L. Sexual exhaustion and recovery in the male rat. Quarterly Journal of Experimental Psychology, 1956, **8**, 121—133.
Beach F. A., LeBoeuf B. J. Coital behavior in dogs: I. Preferential mating in the bitch. Animal Behaviour, 1967, **15**, 546—558.
Beck B. B. A study of problem solving by gibbons. Behaviour, 1967, **28**, 95—109.
Beer C. G. Individual recognition of voice in the social behavior of birds. Advances in the Study of Behavior, 1970, **3**, 27—74.

Beer C. G. Species-typical behavior and ethology. In: D. A. Dewsbury, D. A. Rethlingshafer (Eds.), Comparative psychology: A modern survey. New York: McGraw-Hill, 1973, pp. 21—77.

Behrend E. R., Bitterman M. E. Sidman avoidance in the fish. Journal of the Experimental Analysis of Behavior, 1963, **6**, 47—52.

Bekoff M. Social play and play-soliciting by infant canids. American Zoologist, 1974a, **14**, 323—340.

Bekoff M. Social play in coyotes, wolves, and dogs. Bioscience, 1974b, **24**, 225—230.

Bekoff M., Fox M. W. Postnatal neural ontogeny: Environment-dependent and/or environment-expectant? Developmental Psychobiology, 1972, **5**, 323—341.

Bekoff M., Hill H. L., Mitton J. B. Behavioral taxonomy in canids by discrimination function analysis. Science, 1975, **190**, 1223—1225.

Bennet D. A., Francis D. Learning in *Stentor*. Journal of Protozoology, 1972, **19**, 484—487.

Bennet E. L., Calvin M. Failure to train planarians reliably. Neuroscience Research Program Bulletin, 1964, **2**, 3—24.

Bennett M. V. L. Comparative physiology: Electric organs. Annual Review of Physiology, 1970, **32**, 471—528.

Bentley D., Hoy R. R. The neurobiology of cricket song. Scientific American, 1974, 231(2), 34—44.

Benzer S. Genetic dissection of behavior. Scientific American, 1973, **229**(6), 24—37.

Bermant G., Davidson J. M. Biological bases of sexual behavior. New York: Harper and Row, 1974.

Bermant G., Gary N. E. Discrimination training and reversal in groups of honey bees. Psychonomic Science, 1966, **5**, 179—180.

Bernard B. K. Frog killing (ranacide) in the male rat: Lack of effect of hormonal manipulations. Physiology and Behavior, 1974, **12**, 405—408.

Bernstein I. S. Dominance, aggression, and reproduction in primate societies. Journal of Theoretical Biology, 1976, **60**, 459—472.

Bertolini A., Gessa G. L., Ferrari W. Penile erection and ejaculation. A central effect of ACTH-like peptides in mammals. In: M. Sandler, G. L. Gessa (Eds.), Sexual behavior: Pharmacology and biochemistry. New York: Raven, 1975, pp. 247—257.

Bertram B. The vocal behaviour of the Indian Hill mynah, *Gracula religiosa*. Animal Behaviour Monographs, 1970, **3**, 81—192.

Best J. B. Behavior of planaria in instrumental learning paradigms. Animal Behaviour, 1965, Suppl., 69—75.

Bicker G., Spatz H. C. Maze-learning ability of *Drosophila melanogaster*. Nature, 1976, **260**, 371.

Bignami G. Selection for high rates and low rates of conditioning in the rat. Animal Behaviour, 1965, **13**, 221—227.

Birdsall D. A., Nash D. Occurence of successfull multiple insemination of females in natural populations of deer mice (*Peromyscus maniculatus*). Evolution, 1973, **27**, 106—110.

Bitterman M. E. Toward a comparative psychology of learning. American Psychologist, 1960, **15**, 704—712.

Bitterman M. E. Phyletic differences in learning. American Psychologist, 1965a, **20**, 396—410.

Bitterman M. E. The evolution of intelligence. Scientific American, 1965b, 212(1), 92—100.

Bitterman M. E. Critical commentary. In: W. C. Corning, J. A. Dyal, A. O. D. Willows (Eds.), Invertebrate learning: Vol. 3. Cephalopods and echinoderms. New York: Plenum, 1975a, pp. 139—145.

Bitterman M. E. The comparative analysis of learning. Science, 1975b, **188**, 699—709.

Bitterman M. E. Flavor aversion studies. Science, 1976, **192**, 266—267.

Bitterman M. E., Wodinsky J., Candland D. K. Some comparative psychology. American Journal of Psychology, 1958, **71**, 94—110.

Black-Cleworth P. The role of electrical discharges in non-reproductive social behaviour of *Gymnotus carapo* (Gymnotidae, Pisces). Animal Behaviour Monographs, 1970, **3**, 1—77.
Blest A. D. The evolution of protective displays in the Saturnioidea and Sphingidae (Lepidoptera). Behaviour, 1957, **11**, 257—310.
Blest A. D. The concept of ritualisation. In: W. H. Thorpe, O. L. Zangwill (Eds.), Current problems in animal behaviour. Cambridge: Cambridge University Press, 1961, pp. 102—124.
Block R., McConnel J. V. Classically conditioned discrimination in the planarian, *Dugesia dorotocephala*. Nature, 1967, **215**, 1465—1466.
Blough D. S. Method for tracing dark adaptation in the pigeon. Science, 1955, **121**, 703—704.
Blough D. S. Experiments in animal psychophysics. Scientific American, 1961, **205**(1), 113—122.
Bock W. J. The concept of homology. Annales of the New York Academy of Sciences, 1969, **167**, 71—73.
Bogert C. M. The influence of sound on the behavior of amphibians and reptiles. In: W. E. Lanyon, W. N. Tavolga (Eds.), Animal sounds and communication. Washington, D. C.: American Institute of Biological Sciences, 1960, pp. 137—320.
Bohus B., deWied D. Pituitary-adrenal system hormones and adaptive behavior. In: I. Chester Jones, I. W. Henderson (Eds.), General, comparative and clinical endocrinology of the adrenal cortex. Vol. 3. London: Academic Press, 1976, in press.
Boice R. Avoidance learning in active and passive frogs and toads. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1970a, **70**, 154—156.
Boice R. Effects of domestication on avoidance learning in the Norway rat. Psychonomic Science, 1970b, **18**, 13—14.
Boice R. Laboratizing the wild rat (*Rattus norvegicus*). Behavior Research Methods and Instrumentation, 1971, **3**, 177—182.
Boice R. Some behavioral tests of domestication in Norway rats. Behaviour, 1972, **42**, 198—231.
Boice R. Domestication. Psychological Bulletin, 1973, **80**, 215—230.
Bolles R. C. Species-specific defense reactions and avoidance learning. Psychological Review, 1970, **77**, 32—48.
Bonnell M. L., Selander R. K. Elephant seals: Genetic variation and near extinction. Science, 1974, **184**, 908—909.
Borchelt P. L., Griswold J. G., Branchek R. S. An analysis of sandbathing and grooming in the kangaroo rat (*Dipodomys merriami*). Animal Behaviour, 1976, **24**, 347—353.
Boring E. G. A history of experimental psychology. New York: Appleton Century-Crofts, 1957.
Borsellino A., Pierantoni R., Schieti-Cavazza B. Survival in adult mealworm beetles (*Tenebrio molitor*) of learning acquired at the larval stage. Nature, 1970, **225**, 963—964.
Bourlière F. The natural history of mammals (3d ed.). New York: Knopf, **19**, 1964.
Bovet D., Bovet-Nitti F., Oliverio A. Genetic aspects of learning and memory in mice. Science, 1969, **163**, 139—149.
Boycott B. B., Young J. Z. The Comparative study of learning. Symposium of the Society for Experimental Biology, 1950, **4**, 432—453.
Breland K., Breland M. The misbehavior of organisms. American Psychologist, 1961, **16**, 681—684.
Broadhurst P. L. Experiments in psychogenetics: Applications of biometrical genetics to the inheritance of behavior. In: H. J. Eysenck (Ed.), Experiments in personality. Vil. 1. Psychogenetics and psychopharmacology. London: Routledge, Kegan Paul, pp. 1—102.
Broadhurst P. L. An introduction to the diallel cross. In: J. Hirsch (Ed.) Behavior-genetic analysis. New York: McGraw-Hill, 1967, pp. 287—304.

Bronson F. H. Rodent pheromones. Biology of Reproduction, 1971, **4**, 344—357.
Brooks R. J., Banks E. M. Behavioural biology of the collared lemming [(*Dicrostonyx groenlandicus* (Traill)]: An analysis of acoustic communication. Animal Behaviour Monographs, 1973, **6**, 1—83.
Brookshire K. H. Comparative psychology of learning. In: M. H. Marx (Ed.), Learning: Interactions, New York: Macmillan, 1970, pp. 291—364.
Brower L. P. Ecological chemistry, Scientific American, 1969, **220**(2), 22—29.
Brower L. P., Brower J. V. Z. Investigations into mimicry. Natural History, 1962, **71**, 8—19.
Brower L. P., Brower J. V. Z., Cranston E. P. Courtship behavior of the queen butterfly, *Danaus gilippus,* Zoologica, 1965, **50**, 1—39.
Brown F. A. Jr. The «clocks» timing biological rhythms. American Scientist, 1972, **60**, 756—766.
Brown H. M., Dustman R. E., Beck E. C. Sensitization in planaria. Physiology and Behavior, 1966, **1**, 305—308.
Brown J. L. The evolution of behavior. New York: Norton, 1975.
Brown P. L., Jenkins H. M. Auto-shaping of the pigeon's key-peck. Journal of the Experimental Analysis of Behavior, 1968, **11**, 1—8.
Brown R. G. B. Species isolation between the herring gull *Larus argentatus* and lesser black-backed gull *L. fuscus.* Ibis, 1967, **109**, 310—317.
Bruce H. M. A block to pregnancy in the mouse caused by proximity of strange males. Journal of Reproduction and Fertility, 1960, **1**, 96—103.
Bruell J. H. Inheritance of behavioral and physiological characters of mice and the problem of heterosis. American Zoologist, 1964, **4**, 125—138.
Bruell J. H. Behavioral heterosis. In: J. Hirsch (Ed.), Behavior-genetic analysis. New York: McGraw-Hill, 1967, pp. 270—286.
Budker P. The life of sharks. New York: Columbia University Press, 1971.
Bunnell B. N. Mammalian behavior patterns. In: Dl. A. Dewsbury, D. A. Rethlingshafer (ed.), Comparative psychology: A modern survey. New York: McGraw-Hill, 1973.
Bunnell B. N., Sodetz F. J., Shalloway D. I. Amygdaloid lesions and social behavior in the golden hamster. Physiology and Behavior, 1970, **5**, 153—161.
Burghardt G. M. Chemical-cue preferences of inexperienced snakes: Comparative aspects. Science, 1967, **157**, 718—721.
Burghardt G. M. Instinct and innate behavior: Toward an ethological psychology. In: J. A. Nevin (Ed.), The study of behavior. Clenview, Ill.: Scott, Foresman, 1973, pp. 322—400.
Burghardt G. M., Wilcoxon H. C., Czaplicki J. A. Conditioning in garter snakes: Aversion to palatable prey induced by delayed illness. Animal Learning and Behavior, 1973, **1**, 317—320.
Buss A. H. The psychology of aggression. New York: Wiley, 1961.
Butler R. A. Acquired drives and the curiosity-investigative motives. In: R. H. Waters, D. A. Rethlingshafer, W. E. Caldwell (Eds.), Principles of comparative psychology. New York: McGraw-Hill, 1960, pp. 144—176.
Campbell B. A. Developmental studies of learning and motivation in infra-primate mammals. In: H. W. Stevenson, E. H. Hess, H. L. Rheingold (Eds.), Early behavior: Comparative and developmental approaches, New York: Wiley, 1967, pp. 43—71.
Campbell B. A., Campbell E. H. Retention and extinction of learned fear in infant and adult rats. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1962, **55**, 1—8.
Campbell B. A., Jaynes J. Reinstatement. Psychological Review, 1966, **73**, 478—480.
Campbell B. A., Jaynes J. R., Misanin J. Retention of light-dark discrimination in rats of different ages. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1968, **66**, 467—472.
Campbell B. A., Mabry P. D. Ontogeny of behavioral arousal: A comparative study. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1972, **81**, 371—379.
Campbell B. A., Misanin J. R., White B. C., Lytle L. D. Species differences in onto-

geny of memory: Indirect support for neural maturation as a determinant of forgetting. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1974, **87**, 193—202.
Campbell B. A., Spear N. E. Ontogeny of memory. Psychological Review, 1972, **79**, 215—236.
Campbell C. B., Hodos W. The concept of homology and the evolution of the nervous system. Brain, Behavior, and Evolution, 1970, **3**, 353—367.
Campbell D. T On the conflicts between biological and social evolution and between psychology and moral tradition. American Psychologist, 1975, **30**, 1103—1126.
Candland D. K. Discriminability of facial regions used by the domestic chicken in maintaining the social dominance order. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1969, **69**, 281—285.
Candland D. K., Campbell B. A. Development of fear in the rat as measured by behavior in the open field. Journal of Comparative and·Physiological Psychology, 1962, **55**, 593—596.
Candland D. K., Nagy Z. M. The open field: Some comparative data. Annals of the New York Academy of Sciences, 1969, **159**, 831—851.
Carey M., Nolan V. Jr. Polygyny in indigo buntings: A hypothesis tested. Science, 1975, **190**, 1296—1297.
Carlson N. R., Thomas G. J. Maternal behavior of mice with limbic lesions. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1968, **66**, 731—737.
Carlsson S. G., Larsson K. Mating in male after local anesthetization of the glans penis. Zeitschrift für Tierpsychologie, 1964, **21**, 854—856.
Carpenter C. R. Sexual behavior of free ranging rhesus monkeys (*Macaca mulatta*): 1. Specimens, procedures and behavioral characteristics of estrus. Journal of Comparative Psychology, 1942, **33**, 113—142.
Carr W J., Loeb L. S., Dissinger M. L. Responses of rats to sex odors. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1965, **59**, 370—377.
Carr W. J., Solberg B., Pfaffmann C. The olfactory threshold for estrous female urine in normal and castrated male rats. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1962, **55**, 415—417.
Carran A. B. Biometrics of reversal learning in mice: II. Diallel cross. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1972, **78**, 466—470.
Carran A. B. Biometrics of reversal learning in mice. III. Complete reciprocated Mendelian analysis. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1975, **88**, 878—881.
Caul W F., Barrell R. J. Shuttle-box versus Y-maze avoidance: Value of multiple response measures in interpreting active-avoidance performance of rats. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1973, **84**, 572—578.
Chalmers N. R. The social of free living mangabeys in Uganda. Folia Primatologica, 1968, **8**, 263—281.
Chester R. V., Zucker I. Influence of male copulatory behavior on sperm transport, pregnancy, and psuedopregnancy in female rats. Physiology and Behavior, 1970, **5**, 35—43.
Christian J. J. Social subordination, population density and mammalian evolution. Science, 1970a, **168**, 84—90.
Christian J. J. Mammalian evolution: Is it due to social subordination? Science, 1970b, **168**, 345—346.
Christian J. J., Davis D. E. Endocrines, behavior, and population. Science, 1964, **146**, 1550—1560.
Clark E., Aronson L. R., Gordon M. Mating behavior patterns in two sympatric species of xiphophorin fishes; their inheritance and significance in sexual isolation. Bulletin of the American Museum of Natural History, 1954, **103**, 139—225.
Clark T. K., Caggiula A. R., McConnell R. A., Antelman S. M. Sexual inhibition is reduced by rostral midbrain lesions in the male rat. Science, 1975, **170**, 169—171.
Clemens L. G. Development and behavior. In: D. A. Dewsbury, D. A. Rethlingshafer (Eds.), Comparative psychology: A modern survey. New York: McGraw-Hill, 1973, pp. 238—268.

Clemens L. G., Wallen K., Gorski R. A. Mating behavior: Facilitation in the female rat after cortical application of potassium chloride. Science, 1967, **157**, 1208—1209.
Collins R. A. Aggression in mice selectively bred for brain weight. Behavior Genetics, 1970, **1**, 169—171.
Collins R. L. Inheritance of avoidance conditioning in mice: A diallel study. Science, 1964, **143**, 1188—1190.
Collins R. L., Fuller J. L. Audiogenic seizure prone (asp): A gene affecting behavior in linkage group VIII of the mouse. Behavior Genetics, 1968, 1, 169, Science, **162**, 1137—1139.
Conaway C. H. Ecological adaptation and mammalian reproduction. Biology of Reproduction, 1971, **4**, 239—247.
Conner R. L. Hormones, biogenic amines and aggression. In: S. Levine (Ed.) Hormones and Behavior. New York: Academic Press, 1972, pp. 209—233.
Conner R. L., Stolk J. M., Barchas J. D., Dement W. C., Levine S. The effect of parachlorophenylalanine (PCPA) on shock-induced fighting behavior in rats. Physiology and Behavior, 1970, **5**, 1221—1224.
Connor J. L. Genetic mechanisms controlling the domestication of a wild house mouse population (*Mus musculus* L). Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1975, **89**, 118—130.
Connor J. L., Winston H. Genetic analysis of conditioned emotional responses in the mouse (*Mus musculus* L). Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1972, **81**, 37—44.
Corning W. C., Dyal J. A., Willows A. O. D. (Eds.) Invertebrate learning. Vol. 1. Protozoans through annelids. New York: Plenum, 1973a.
Corning W. C., Dyal J. A., Willows A. O. D. Invertebrate learning. Vol. 2. Arthropods and gastropod mollusks. New York: Plenum, 1973b.
Corning W. C., Dyal J. A., Willows A. O. D. Invertebrate learning. Vol. 3. Cephalopods and echinoderms. New York: Plenum, 1975.
Corning W. C., Kelly S. Platyhelminthes: The turbellarians. In: W. C. Corning, J. A. Dyal. and A. O. D. Willows (Eds.), Invertebrate learning. Vol. 1. Protozoans through annelids. New York: Plenum, 1973, pp. 171—224.
Corning W. C., Lahue R. Invertebrate strategies in comparative learning studies. American Zoologist, 1972, **12**, 455—469.
Corning W. C., von Burg R., Protozoa. In: W. C. Corning, J. A. Dyal, A. O. D. Willows (Eds.). Invertebrate learning. Vol. 1. Protozoans through annelids. New York: Plenum, 1973, pp. 49—122.
Cox C. R., LeBoeuf B. J. Female incitation of male competition: A mechanism in sexual selection. American Naturalist, 1977, **111**, 317—335.
Crancher P., King N. G., Bennett A., Montgomery R. B., Conditioning of a free operant in *Octopus cyaneus.* Journal of the Experimental Analysis of Behavior, 1972, **17**, 359—362.
Crane J Basic patterns of display in fiddler crabs (Ocypodidae, Genus *Uca*). Zoologica, 1957, **42**, 69—82.
Crawford M. P. The cooperative solving by shimpanzees problems requiring serial responses to color cues. Journal of Social Psychology, 1941, **13**, 259—280.
Crews D. Coition-induced inhibition of sexual receptivity in female lizards *(Anolis carolinensis*). Physiology and Behavior, 1973, **11**, 463—468.
Crews D. Psychobiology of reptilian reproduction. Science, 1975, **189**, 1059—1065.
Crook J. H. Social organization and the environment: Aspects of contemporary social ethology. Animal Behaviour, 1970, **18**, 197—209.
Crook J. H., Gartlan J. S. Evolution of primate societies. Nature, 1966, **210**, 1200—1203.
Crossley S. A. Changes in mating behavior produced by selection for ethological isolation between ebony and vestigial mutants of *Drosophila melanogaster.* Evolution, 1974, 28, 631—647.
Cullen E. Adaptations in the kittiwake to cliff-nesting. Ibis., 1957, **99**, 275—302.
Cullen J. M. The aerial display of the Arctic tern and other species. Ardea, 1960, **48**, 1—39.

Cullen J. M. Ritualization of animal activities in relation to phylogeny, speciation, and ecology. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, 1966, 251B, 363—374.

Daanje A. On the locomotory movements of birds, and the intention movements derived from them. Behavior, 1950, **3**, 48—98.

Daly M. Early stimulation of rodents: A critical review of present interpretations. British Journal of Psychology, 1973, **64**, 435—460.

Darby C. L., Riopelle A. J. Observational learning in the rhesus monkey. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1959, **52**, 94—98.

Darwin C. The origin of species. London: John Murray, 1859.

Darwin C. The descent of man and selection in relation to sex. London: John Murray, 1871.

Darwin C. The expression of the emotions in man and animals. London: Appleton, 1873. (Reprinted: Chicago: University of Chicago Press, 1965).

Davenport R. K., Rogers C. M. Intellectual performance of differentially reared chimpanzees: I. Delayed response. American Journal of Mental Deficiency, 1968, **72**, 674—680.

Davenport R. K., Rogers C. M., Menzel E. W. Intellectual performance of differentially reared chimpanzees: II. Discrimination-learning set. American Journal of Mental Deficiency, 1969, **73**, 963—969.

Davidson J. R., Levine S. Endocrine regulation of behavior. Annual Review of Physiology, 1972, **34**, 375—408.

Davis D. E. The role of density in aggressive behaviour of house mice. Animal Behaviour, 1958, **6**, 207—210.

Davis D. E. The physiological analysis of agressive behavior. In: W. Etkin (Ed.), Social behavior and organization among vertebrates. Chicago: University of Chicago Press, 1964, pp. 53—74.

Davis H. N., Gray G. D., Dewsbury D. A. Maternal age and male behavior in relation to successful reproduction by female rat (*Rattus norvegicus*). Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1977, **91**, 281—289.

Davis R. E., Agranoff B. W Stages of memory formation in goldfish: Evidence for environmental trigger. Proceedings of the National Academy of Sciences, U. S. A., 1966, **55**, 555—559.

Dawkins R. The selfish gene. Oxford: Oxford University Press, 1976.

Dawkins R., Carlisle T. R. Parental investment, mate desertion and a fallacy. Nature, 1976, **262**, 131—133.

Deag J. M., Crook J. H. Social behavior and «agonistic buffering» in the wild Barbary macaque *Macaca sylvania* L. Folia primatologica, 1971, **15**, 183—200.

De Coursey P. J. Phase control of activity in a rodent. Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology, 1960, **25**, 49—55.

DeFries J. C. Pleiotropic effects of albinism on open-field behaviour in mice. Nature, 1969, **221**, 65—66.

DeFries J. C., Hegmann J. P., Genetic analysis of open-field behavior. In: G. Lindzey D. D. Thiessen (Eds.), Contributions to behavior-genetic analysis: The mouse as a prototype. New York: Appleton Century Crofts, 1970, pp. 23—56.

DeFries J. C., Hegmann J. P., Halcomb R. A. Response to 20 generations of selection for open-field activity in mice. Behavioral Biology, 1974, **11**, 481—495.

DeFries J. C., McClearn G. E. Social dominance and Darwinian fitness in the laboratory mouse. American Naturalist, 1970, **104**, 408—411.

DeFries J. C., Thomas E. A., Hegmann J. P., Weir M. W. Open-field behavior in mice: Analysis of maternal effects by means of ovarian transplantation. Psychonomic Science, 1967, **8**, 207, 208.

DeFries J. C., Weir M. W., Hegmann J. P. Differential effects of prenatal maternal stress on offspring behavior in mice as a function of genotype and stress. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1967, **63**, 332—334.

DeFries J. C., Wilson J. R., McClearn G. E. Open-field behavior in mice: Selection response and situational generality. Behavior Genetics, 1970, **1**, 195—211.

Delgado J. M. R. Cerebral heterostimulation in a monkey colony. Science, 1963, **141**, 161—163.

Delgado J. M. R. Aggressive behavior evoked by radio-stimulation in monkey colonies. American Zoologist, 1966, **6**, 669—681.
Delius J. D. Agonistic behaviour of juvenile gulls, a neuroethological study. Animal Behaviour, 1973, **21**, 236—246.
Denenberg V. H. Critical periods, stimulus input, and emotional reactivity: A theory of infantile stimulation. Psychological Review, 1964, **71**, 335—351.
Denenberg V. H. A consideration of usefulness of the critical period hypothesis as applied to the stimulation of rodents in infancy. In: G. Newton, S. Levine (Eds.), Early experience and behavior: The psychobiology of development. Springfield, Ill., Charles C. Thomas, 1968, pp. 142—167.
Denenberg V. H., Karas G. C. Interactive effects of infantile and adult experiences upon weight gain and mortality in the rat. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1961, **54**, 685—689.
Denenberg V. H., Morton J. R., Effects of preweaning and postweaning manipulations upom problem-solving behavior. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1962, **55**, 1096—1098.
Denenberg V. H., Morton J. R. C., Kline N. J., Grota L. J. Effects of duration of infantile stimulation upon emotionality. Canadian Journal of Psychology, 1962, **16**, 72—76.
Denenberg V. H., Rosenberg K. M. Nongenetic transmission of information. Nature, 1967, **216**, 549—550.
Denenberg V. H., Smith S. A. Effects of infantile stimulation and age upon behavior. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1963, **56**, 307—312.
Denenberg V. H., Whimbey A. E. Behavior of adult rats is modified by the experiences their mothers had as infants. Science, 1963, **142**, 1192—1193.
de Ruiter L. Countershading in caterpillars. Archives Neerlandaises de Zoologie, 1956, **11**, 285—341.
Desforges M. F., Wood-Gush D. G. M. A behavioral comparison of domestic and mallard ducks: Spatial relationships in small flocks. Animal Behavior, 1975, **23**, 698—705.
Desjardins C., Maruniak J. A., Bronson F. H. Social rank in house mice: Differentiation revealed by ultraviolet visualization of urinary marking patterns. Science, 1973, **182**, 939—941.
Dethier V. G. To know a fly. San Francisco: Holden-Day, 1962.
Dethier V. G. The hungry fly. Psychology Today, 1967, **1** (2), 64—72.
Dethier V. G. A surfeit of stimuli: A paucity of receptors. American Scientist, 1971, **59**, 706—715.
Dethier V. G., Stellar E. Animal behavior: Its evolutionary and neurological basis. Engelwood Cliffs, N. J.: Prentice-Hall, 1961.
Deutsch J. A. The physiological basis of memory. Annual Review of Psychology, 1969, **20**, 85—104.
Deutsch J. A. The cholinergic synapse and the site of memory. D. Science, 1971, **174**, 788—794.
Devine J. V. Stimulus attributes and training procedures in learning-set formation of rhesus and cebus monkeys. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1970, **73**, 62—67.
Devine M. C. Copulatory plugs in snakes: Enforced chasity. Science, 1975, **187**, 844—845.
Dews P. B. Some observations on an operant in the octopus. Journal of the Experimental Analysis of Behavior, 1959, **2**, 57—63.
Dewsbury D. A. Stimulus-produced in the discharge rate of an electric fish and their relation to arousal. Psychological Record, 1966, **16**, 495—504.
Dewsbury D. A. Patterns of copulatory behavior in male mammals. Quarterly Review of Biology, 1972, **47**, 1—33.
Dewsbury D. A. Comparative psychologists and their quest for uniformity. Annals of the New York Academy of Sciences, 1973, **223**, 147—167.
Dewsbury D. A. A diallel cross analysis of genetic determinants of copulatory behavior in rats. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1975a, **88**, 713—722.

Dewsbury D. A. The normal heterosexual pattern of copulatory behavior in male rats: Effects of drugs that alter brain monoamine levels. In: M. Sandler, G. L. Gessa (Eds.), Sexual behavior and biochemistry. New York: Raven, 1975b, pp. 169—179.

Dewsbury D. A. Diversity and adaptation in rodent copulatory behavior. Science, 1975c, **190**, 947—954.

Dewsbury D. A. The comparative method in studies of reproductive behavior. In: T. E. McGill, D. A. Dewsbury, B. D. Sachs (Eds.). Sex behavior: Status and prospectus. New York: Plenum, 1977, in press.

Dewsbury D. A., Estep D. Q. Pregnancy in cactus mice: Effects of prolonged copulation. Science, 1975, **187**, 552—553.

Dewsbury D. A., Lanier D. L., Estep D. Q., Oglesby J. M., Dudley D. Prolonged copulatory behavior in rats and hamsters: Protection against subsequent insemination, 1977, unpublished manuscript.

Dewsbury D. A., Lovecky D. V. Copulatory behavior of old-field mice (*Peromyscus polionotus*) from different natural populations. Behavior Genetics, 1974, **4**, 347—355.

Diakow C. Male-female interactions and the organization of mammalian mating patterns. Advances in the Study of Behavior, 1974, **5**, 227—268.

Diamond M., Diamond L., Mast M. Visual sensitivity and sexual arousal levels during the menstrual cycle. Journal of Nervous and Mental Desease, 1972, **155**, 170—176.

Diamond M., Yanagimachi R. Induction of pseudopregnancy in the golden hamster. Journal of Reproduction and Fertility, 1968, **17**, 165—168.

Diamond S. Four hundred years of instinct controversy. Behavior Genetics, 1974, **4**, 237—252.

DiGiusto E. L., Cairncross K., King M. G. Hormonal influences on fear-motivated responses. Psychological Bulletin, 1971, **75**, 432—444.

Dilger W. C. The comparative ethology of the African parrot genus *Agapornis*. Zeitschrift für Tierpsychologie, 1960, **17**, 649—685.

Dilger W. C. The behavior of lovebirds. Scientific American, 1962, **208**(1), 88—98.

Dilly P. N. Delayed responses in *Octopus*. Journal of Experimental Biology, 1963, **40**, 393—401.

Disterhoft J. F. Learning in intact cockroach (*Periplaneta americana*) when placed in punishment situation. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1972, **79**, 1—7.

Donoso A. O., Cukier J. O. Oestrogen as a depressor of noradrenalin concentration in the anterior hypothalamus. Nature, 1968, **218**, 969.

Doty R. L., Anisco J. J. Procaine hydrochloride olfactory block eliminates mounting in the golden hamster. Physiology and Behavior, 1973, **10**, 393—397.

Drew W. G., Batt J. A contribution to the evolutionary theory of dreaming: An hypothesis on the role of the pineal in species and specimen protection. Biological Psychiatry, 1972, **4**, 131—146.

Drickamer L. C. Sexual maturation of female house mice: Social inhibition. Developmental Psychobiology, 1974, **7**, 257—265.

Dudley D. Contributions of paternal care to the growth and development of the young in *Peromyscus californicus*. Behavioral Biology, 1974, **11**, 155—166.

Dunlap J. L., Gerall A. A., McLean L. D. Enhancement of receptivity in neonatally castrated males by prepuberal ovarian transplants: Physiology and Behavior, 1973, **10**, 701—705.

Duvall S. W., Bernstein I. S., Gordon T. P. Paternity and status in a rhesus monkey group. Journal of reproduction and Fertility, 1976, **47**, 25—31.

Dyal J. A., Corning W. C. Invertebrate learning and behavior taxonomies. In: W. C. Corning, J. A. Dyal, A. O. D. Willows (Eds.), Invertebrate learning. Vol. 1; Protozoans through annelids. New York: Plenum 1973.

Ehrman L. The mating advantage of rare males in *Drosophila*. Proceedings of the National Academy of Sciences, U. S. A., 1970, **65**, 345—348.

Ehrman L. Genetics and sexual selection. In: B. Campbell (Ed.), Sexual selection and the descent of man 1871—1971. Chicago: Aldine, 1972.

Eibl-Eibesfeldt I. Galapagos. New York: Doubleday, 1961.
Eibl-Eibesfeldt I. Angeborenes und Erbworbenes in Verhalten einiger Säuger. Zeitschrift für Tierpsychologie, 1963, **20**, 705—754.
Eibl-Eibesfeldt I. Ethology: The biology of behavior. (2d ed.) New York, Holt, 1975.
Eichelman B. S., Thoa N. B. The aggressive monoamines. Biological Psychiatry, 1973, **6**, 143—164.
Eisenberg J. F. The social organization of mammals. Handbuch der Zoologie, 1965, **8**, 1—91.
Eisenberg J. F., Kleiman D. G. Olfactory communication in mammals. Annual Review of Ecology and Systematics, 1972, **3**, 1—32.
Eisenberg J. F., Leyhausen P. The phylogenesis of predatory behavior in mammals. Zeitschrift für Tierpsychologie, 1972, **30**, 59—93.
Eisenberg J. F., Muckenhirn N. A., Rudran R. The relation between ecology and social structure in primates. Science, 1972, **176**, 863—874.
Eisenstein E. M., The use of invertebrate systems for studies on the bases of learning and memory. In: G. C. Quarton, T. Melnechuk, F. O. Schmitt (Eds.). The Neurosciences: A study program. New York: Rockfeller University Press, 1967, pp. 653—665.
Emlen S. T. An experimental analysis of the parameters of bird song eliciting species recognition. Behaviour, 1972, **41**, 130—171.
Emlen S. T. The stellar-orientation system of a migratory bird. Scientific American, 1975, **233**, (2), 102—111.
Emlen S. T. Altruism in mountain bluebirds. Science, 1976, **191**, 808—809.
Englehartd F., Woodard W. T., Bitterman M. E. Discrimination reversal in the goldfish as a function of training conditions. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1973, **85**, 144—150.
Erickson C. J. Induction of ovarian activity in female ring doves by androgen treatment of castrated males. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1970, **71**, 210—215.
Erickson C. J., Martinez-Vargas C. The hormonal basis of cooperative nest-building. In: P. Wright, O. G. Caryl and D. M. Vowles (Eds.), Neural and endocrine aspects of behaviour in birds. Amsterdam: Elsevier, 1975, pp. 91—109.
Erickson C. J., Zenone P. G. Courtship differences in male ring doves: Avoidance of cuckoldry. Science, 1976, **192**, 1353—1354.
Estep D. Q. Copulatory behavior of *Rattus rattus*. Doctoral dissertation. University of Florida, 1975.
Estep D. Q., Lanier D. L., Dewsbury D. A. Copulatory behavior and nest building behavior of wild house mice (*Mus musculus*). Animal Learning and Behavior, 1975, **3**, 329—336.
Estes R. D. Behavior and life history of the wildebeest (*Connochaetes taurinus* Burchell). Nature, 1966, **212**, 999—1000.
Estes R. D. Social organization of the African Bovidae. In: V. Geist, F. Walther (Eds.), The behavior of ungulates and its relation to management. Morges, Switzerland: International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, 1974, pp. 166—205.
Etkin W Types of social organization in birds and mammals. In: W. Etkin (Ed.), Social behavior and organization among vertebrates. Chicago: University of Chicago Press, 1964, pp. 256—297.
Evans H. E. Comparative ethology and the systematics of spider wasps. Systematic Zoology, 1953, **2**, 155—172.
Ewer R. F Ethology of mammals. New York: Plenum, 1968.
Ewer R. F. Book review. Animal Behavior, 1971, **19**, 802—807.
Fagen R. Selective and evolutionary aspects of animal play. American Naturalist, 1974, **108**, 850—858.
Falconer D. S. Introduction to quantitative genetics. New York, Ronald, 1960.
Fantz R. L. Ontogeny of perception. In: A. M. Schrier, H. F. Harlow, Stollnitz (Eds.), Behavior of nonhuman primates. New York: Academic Press, 1965, pp. 365—403.

Fantz R. L. Visual perception and experience in early infancy: A look at the hidden side of behavior development. In: H. W. Stevenson, E. H. Hess, H. L. Rheingold (Eds.), Early behavior: Comparative and developmental approaches. New York: Wiley, 1967, pp. 181—224.

Fentress J. C. Development and patterning of movement sequences in inbred mice. In: J. A. Kiger, Jr. (Ed.), The biology of behavior. Corvallis, Ore.: Oregon State University Press, 1972, pp. 83—131.

Fentress J. C. Development of grooming in mice with amputated forelimbs. Science, 1973, **179**, 704—705.

Ferster C. B., Skinner B. F. Shedules of reinforcement. New York: Appleton Century Crofts, 1957.

Festing M. F. W. Water escape learning in mice: I. Strain differences and biometrical considerations. Behavior Genetics, 1973a, **3**, 13—24.

Festing M. F. W. Water escape learning in mice: II. Replicated selection for increased learning speed. Behavior genetics, 1973b, **3**, 25—36.

Festing M. F. W Water escape learning in mice: III. A diallel study. Behavior Genetics, 1974, **4**, 111—124.

File S. E., Scot E. M. Acquisition and retention of habituation in the preweaning rat. Developmental Psychobiology, 1974, **9**, 97—107.

Fischer G. J., Campbell G. L. The development of passive avoidance conditioning in Leghorn chicks, Animal Behaviour, 1964, **12**, 268—269.

Fisler G. F. Mammalian organizational systems. Los Angeles County Museum Contribution in Science, 1969, **167**, 1—32.

Fletcher H. J. The delayed-response problem. In: A. M. Schrier, H. F. Harlow, F. Stollnitz (Eds.), Behavior of nonhuman primates: Modern research trends. Vol. 1; New York: Academic Press, 1965, p. 129—165.

Flood N. B., Overmier J. B. Effects of telencephalic lesions and olfactory lesions on appetitive learning in goldfish. Physiology and Behavior, 1971, **6**, 35—40.

Forgays D. G., Read J. M., Crucial periods for free-environmental experience in the rat. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1962, **55**, 816—818.

Fouts R. S. Acquisition and testing of gestural signs in four young chimpanzees. Science, 1973, **180**, 978—980.

Fox M. W. Reflex-ontogeny and behavioral development of the mouse. Animal Behavior, 1965, **13**, 234—241.

Fox M. W. Neuro-behavioral ontogeny: A synthesis of ethological and neurophysiological concepts. Brain Research, 1966, **2**, 3—20.

Fox R., Lehmkuhle S. W Westendorf D. H. Falcon visual acuity. Science, 1976, **192**, 263—265.

Frank L. H., Meyer M. E. Social facilitation in the chick: Evidence for facilitation of learning. Bulletin of the Psychonomic Society, 1974, **3**, 196—198.

Franklin W. L. The social behavior of the vicuña. In: V. Geist and F. Walther. (Eds.), The behavior of ungulates and its relation to management. Morges, Switzerland: International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, 1974, pp. 477—487.

French J. W Trial and error learning in paramecium. Journal of Experimental Psychology, 1940, **26**, 609—613.

Friedmann J. K. A diallel analysis of the genetic underprinnings of mouse sleep. Physiology and Behavior, 1974, **12**, 169—175.

Frith H. J. The mallee-fowl. London: Angus and Robertson, 1962.

Fulker D. W. Mating speed in male *Drosophila melanogaster:* A psychogenetic analysis. Science, 1966, **153**, 203—205.

Fuller J. L. Genetics and individual differences. In: R. H. Waters, D. A. Rethlingshafer, W. E. Caldwell (eds.), Principles of comparative psychology, New York: McGraw-Hill, 1960, pp. 325—354.

Fuller J. L. Experiential deprivation and later behavior. Science, 1967, **158**, 1645—1652.

Fuller J. L., Thompson W. R. Behavior genetics, New York: Wiley, 1960.

Fuller J. L., Wimer R. E. Behavior genetics: In: D. A. Dewsbury, D. A. Rethlingshafer (Eds.), Comparative psychology: A modern survey. New York: McGraw-Hill, 1973, pp. 197—237.

Galef B. G. Jr. Aggression and timidity: Responses to novelty in feral Norway rats. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1970, **70**, 370—381.

Galef B. G. Jr. Social transmission of acquired behavior: A discussion of tradition and social learning in vertebrates. Advances in the Study of Behavior, 1976, **6**, 77—100.

Galef B. G. Jr., Clark M. M. Parent-offspring interactions determine time and place of first ingestion of solid food by wild rat pups. Psychonomic Science, 1971, **25**, 15—16.

Galef B. G., Jr., Sherry D. F. Mother's milk: A medium for transmission of cues reflecting the flavor of mother's diet. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1973, **83**, 374—378.

Gallup G. G. Animal hypnosis: Factual status of a fictional concept. Psychological Bulletin, 1974, **81**, 836—853.

Gamow R. I., Harris J. F The infrared receptors of snakes. Scientific American, 1973, **228**(5), 94—100.

Garcia J., Ervin F. R., Koelling R. A. Learning with prolonged delay of reinforcement. Psychonomic Science, 1966, **5**, 121—122.

Garcia J., Hankins W. G., Rusiniak K. W. Behavioral regulation of the milieu interne in man and rat. Science, 1974, **185**, 824—831.

Garcia J., Hankins W. G., Rusiniak K. W. Flavor aversion studies. Science, 1976, **192**, 265—266.

Garcia J., Koelling R. A. Relation of cues to consequence in avoidance learning. Psychonomic Science, 1966, **4**, 123—124.

Gardner L. E. Retention and overhabituation of dual-component response in *Lumbricus terrestris*. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1968, **66**, 315—318.

Gardner R. A., Gardner B. T. Teaching sign language to a chimpanzee. Science, 1969, **165**, 664—672.

Garten C. T Jr. Relationships between aggressive behavior and genic heterozygosity in the oldfield mouse *Peromyscus polyonotus*. Evolution, 1976, **30**, 59—72.

Gates M. G., Allee W. C. Conditioned behavior of isolated and grouped cockroaches on a simple maze. Journal of Comparative Psychology, 1933, **15**, 331—358.

Geist V. The evolution of horn-like organs. Behavior, 1966, **27**, 175—214.

Geist V. A consequence of togetherness. Natural History, 1967, **76**, 24—30.

Gelber B. Investigations of the behavior of *Paramecium auratus:* I. Modification of behavior after training with reinforcement. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1952, **45**, 58—65.

Gelber B. Food or training in paramecium? Science, 1957, **126**, 1340—1341.

Gelber B. Studies of the behavior of *Paramecium aurelia*. Animal Behavior, 1965, Suppl. 1, 21—29.

Gelperin A. Rapid food-aversion learning by a terrestrial mollusk. Science, 1975, **189**, 567—570.

Gerall A. A., Napoli A. M., Cooper U. C. Daily and hourly estrous running in intact, spayed, and estrone implanted rats. Physiology and Behavior, 1973, **10**, 225—229.

Gerall H. D., Ward I. L., Gerall A. A. Disruption of the male rat's sexual behavior induced by social isolation. Animal Behavior, 1967, **15**, 54—58.

Gerhardt H. C. The vocalization of some hybrid treefrogs: Acoustic and behavioral analysis. Behaviour, 1974, **49**, 130—151.

Ghiselin M. T. Darwin and evolutionary psychology. Science, 1973, **179**, 964—968.

Ghiselin M. T The economy of nature and the evolution of sex. Berkeley: University of California Press, 1974.

Gleason K. K., Reynierse J. H. The behavioral significance of pheromones in vertebrates. Psychological Bulletin, 1969, **71**, 58—73.

Glickman S. E. Curiosity has killed more mice than cats. Psychology Today, 1971, 5(5), 55—56, 86.
Glickman S. E. Responses and reinforcement. In: R. A. Hinde, J. Stevenson-Hinde (Eds.), Constraints on learning: Limitations and predispositions. New York: Academic Press, 1973, pp. 207—241.
Glickman S. E., Schiff B. B. A biological theory of reinforcement. Phychological Review, 1967, **74**, 81—109.
Glickman S. E., Sroges R. W. Curiosity in zoo animals. Behaviour, 1966, **24**, 151—188.
Gold R. M. Hypothalamic obesity: The myth of the ventromedial nucleus. Science, 1973, **182**, 488—490.
Goldfoot D. A., Kravetz M. A., Goy R. W., Freeman S. K. Lack of the effect of vaginal lavages and aliphatic acids on ejaculatory responses in rhesus monkeys: Behavioral and chemical analysis. Hormones and Behavior, 1976, **7**, 1—27.
Gonzalez T. C., Bitterman M. E. Spaced-trials partial reinforcement effect as a function of contrast. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1969, **67**, 94—103.
Gonzalez R. C., Potts A., Pitcoff K., Bitterman M. E. Runway performance of goldfish as a function of complete and incomplete reduction in amount of reward. Psychonomic Science, 1972, **27**, 305—307.
Gordon T P., Rose R. M., Bernstein I. S. Seasonal rhythm in plasma testosterone levels in the rhesus monkey (*Macaca mullata*): A three year study. Hormones and Behavior, 1976, **7**, 229—243.
Gossette R. L. Variation in magnitude of negative transfer on successive discrimination reversal (SDR) tasks across species. Perceptual and Motor Skills, 1969, **29**, 803—811.
Gossette R. L. Note on the calibration of inter-species succesive discrimination reversal (SDR) performance differences. Qualitative vs. quantitative scaling. Perceptual and Motor Skills, 1970, **31**, 95—104.
Gossette R. L., Gossette M. F. Examination of the reversal index (RI) across fifteen different mammalian and avian species. Perceptual and Motor Skills, 1967, **24**, 987—990.
Gossette R. L., Kraus G., Speiss J. Comparison of succesive discrimination reversal (SDR) performances of seven mammalian species on a spatial task. Psychonomic Science, 1968, **12**, 193—194.
Gottlieb G. Prenatal behavior of birds. Quarterly Review of Biology, 1968, **43**, 148—174.
Gottlieb G. Ontogenesis of sensory function in birds and mammals. In: E. Tobach, L. R. Aronson, E. Shaw (Sds.), The biopsychology of development. New York: Academic Press, 1971, pp. 67—128.
Gottlieb G. Neglected developmental variables in the study of species indentifications in birds. Psychological Bulletin, 1973, **79**, 362—372.
Gottlieb G. Comparative psychology. American Psychologist, 1976, **31**, 295—297.
Gould J. L. Genetics and molecular ethology. Zeitshrift für Tierpsychologie, 1974, **36**, 267—292.
Could J. L. Honey bee recruitment: The dance-language controversy. Science, 1975, **189**, 685—693.
Gould J. L. The dance-language controversy. Quarterly Review of Biology, 1976, **51**, 211—244.
Gould S. J. Positive allometry of antlers in the «Irish elk», *Megaloceros giganteus.* Nature, 1973, **244**, 375—376.
Goy R. W., Jackway L. S. The inheritance of patterns of sexual behavior in female guinea pigs. Animal Behaviour, 1959, **7**, 142—149.
Goy R. W., Jackway J. S. Role of inheritance in determination of sexual behavior patterns. In: E. L. Bliss (Ed.), Roots of behavior, New York: Harper, 1962, pp. 96—112.
Graves H. B. Early social responses in Gallus: A functional analysis. Science, 1973, **182**, 937—939.

Graves H. B., Siegel P. B. Bidirectional selection for response of *Gallus domesticus* chicks to an imprinting situation. Animal Behavior, 1969, **17**, 683—691.

Gray G. D., Davis H. N., Kenney A. McM., Dewsbury D. A. Effect of mating on plasma levels of LH and progesterone in montane voles (*Microtus montanus*). Journal of Reproduction and Fertility, 1976, **47**, 89—91.

Gray G. D., Kenney A. McM., Dewsbury D. A. Adaptive significance of the copulatory behavior pattern of male meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*) in relation to the induction of ovulation and implantation in females. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1977, in press.

Gray J. How animals move: Cambridge: Cambridge University Press, 1953.

Gray P. H. The early animal behaviorists, prelegomenon to ethology. Ibis, 1968—1969, **59**, 372—383.

Greeno J. G., Bjork R. A. Mathematical learning theory and the new «mental forestry». Annual review of Psychology, 1973, **24**, 81—116.

Greenough W. T. Experiential modification of the developing brain. American Scientist, 1975, **63**, 37—46.

Griffin D. R. Bird navigation. In: A. Wolfson (Ed.), Recent advances in avian biology. Urbana, Ill: University of Illinois Press, 1955, pp. 154—197.

Griffin D. R. Listening in the dark. New Haven, Conn.: Yale University Press, 1958.

Griffin D. R., Hopkins C. D. Sounds audible to migrating birds. Animal Behaviour, 1974, 22, 672—678.

Griffin D. R., Webster F. A., Michael C. R. The echolocation of flying insects by bats. Animal Behavior, 1960, **8**, 141—154.

Grossman S. P. Eating or drinking elecited by direct adrenergic or cholinergic stimulation of hypothalamus. Science, 1960, **132**, 301—302.

Grossman S. P. A textbook of physiological psychology. New York: Wiley, 1967.

Grossman S. P. Aggression, avoidance, and reaction to novel environment in female rats with ventromedial hypothalamic lesions. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1972, **78**, 274—283.

Groves P. M., Thompson R. F. Habituation: A dual-process theory. Psychological Review, 1970, **77**, 419—450.

Gruendel A. D., Arnold W. J., Effects of early social deprivation on reproductive behavior of male rats. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1969, **67**, 123—128.

Grunt J. A., Young W. C. Differential reactivity of individuals and the response of the male guinea pig to testosterone propionate. Endocrinology, 1952, **51**, 237—248.

Guhl A. M. The social order of chickens. Scientific American, 1956, **194**(2), 42—46.

Gustavson C. R., Kelly D. J., Sweeny M., Garcia J. Prey-lithium aversions I. Coyotes and wolves. Behavioral Biology, 1976, **17**, 61—72.

Guthrie R. D. A new theory of mammalian rump patch evolution. Behavior, 1971, **38**, 132—145.

Hailman J. P. Cliff-nesting adaptations in Galapagos swallow-tailed gull. Wilson Bulletin, 1965, **77**, 346—362.

Hailman J. P. The ontogeny of an instinct: The pecking response in chicks of the laughing gull (*Larus atricilla* L.). Behavior, 1967, Suppl. **15**, 1—159.

Hailman J. P. How an instinct is learned. Scientific American, 1969, **221**(6), 98—106.

Halas E. S., James R. L., Knutson C. S. An attempt at classical conditioning in the planarian. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1962, **55**, 959—971.

Halcomb R. A., Hegmann J. P., DeFries J. C. Open-field behavior in mice: A diallel analysis of selected lines. Behavior Genetics, 1975, **5**, 217—231.

Hale E. B. Domestication and the evolution of behavior. In: E. S. E. Hafez (Ed.), The behavior of domestic animals. (2d Ed.), Baltimore: Williams and Wilkins, 1969, pp. 22—42.

Hall K. R. L., Devore I. Baboon social behavior. In: I. DeVore (Ed.), Primate behavior: Field studies of monkeys and apes. New York: 1965, pp. 53—110.

Hall K. R. L., Goswell M. J. Aspects of social learning in captive patas monkeys. Primates, 1964, **5**, 59—70.
Hamburger V. Some aspects of the embriology of behavior. Quarterly Review of Biology, 1963, **38**, 342—365.
Hamburger V. Development of embryonic motility. In: E. Tobach, L. R. Aronson, E. Shaw (Eds.). The biopsychology of development. New York: Academic Press, 1971, pp. 45—66.
Hamilton T. C., Thompson J. M., Eisenstein E. M. Quantitative analysis of ciliary and contractile responses during habituation training in *Spirostomum ambiguum*. Behavioral Biology, 1974, **12**, 393—407.
Hamilton W. D. The genetical theory of social behavior: I and II, Journal of Theoretical Biology, 1964, **7**, 1—521.
Hamilton W. D. Geometry for the selfish herd. Journal of Theoretical Biology, 1971, **31**, 295—311.
Haney R. E. Classical conditioning of a plant: *Mimosa pudica*. Worm Runner's Digest, 1969, **11** (1), 5—12.
Hanzel T E., Rucker W. B. Trial and error learning in Paramecium: A replication. Behavioral Biology, 1972, **7**, 873—880.
Harlow H. F. Social facilitation of feeding in the albino rat. Journal of Genetic Psychology, 1932, **43**, 211—221.
Harlow H. F. The formation of learning sets. Psychological Review, 1949, **56**, 51—56.
Harlow H. F. The heterosexual affectional system in monkeys. American Psychologist, 1962, **17**, 1—9.
Harlow H. F. Learning to love. New York: Ballantine, 1971.
Harlow H. F., Harlow M. K., Hansen E. W. The maternal affectional system of rhesus monkeys. In: H. L. Reingold (Ed.), Maternal behavior in mammals. New York: Wiley, 1963, pp. 254—281.
Harlow H. F., Harlow M. K., Rueping R. R., Mason W. A. Performance of infant rhesus monkeys on discrimination learning, delayed response and discrimination learning set. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1960, **53**, 113—121.
Harlow H. F., Harlow M. K., Suomi S. J. From thought to therapy: Lessons from a primate laboratory. American Scientist, 1971, **59**, 538—549.
Harlow H. F., Uehling H., Maslow A. H. Comparative behavior of primates: I. Delayed reaction tests on primates from lemur to the orang-outan. Journal of Comparative Psychology, 1932, **13**, 313—343.
Hart B. L. Sexual reflexes and mating behavior in the male dog. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1967, **64**, 388—399.
Hart B. L. Sexual reflexes and mating behavior in the male rat. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1968a, **65**, 452—460.
Hart B. L. Neonatal castration: Influence on neural organization of sexual reflexes in male rats. Science, 1968b, **160**, 1135—1136.
Hart B. L. Gonadal hormones and sexual reflexes in the female rat. Hormones and Behavior, 1969, **1**, 65—71.
Hart B. L. Effects of testosterone propionate and dihydrotestosterone on penile morphology and .sexual reflexes of spinal male rats. Hormones and Behavior, 1973, **4**, 239—246.
Hart B. L. Gonadal androgen and sociosexual behavior of male mammals: A comparative analysis. Psychological Bulletin, 1974, **81**, 383—400.
Hausfater G. Dominance and reproduction in baboons (*Papio cynocephalus*), A quantitative analysis. Contributions to Primatology, 1975, **7**, 1—150.
Hay D. A. Strain difference in maze-learning ability of *Drosophila melanogaster*, Nature, 1975, **257**, 44—46.
Hebb D. O. Heredity and environment in mammalian behavior. British Journal of Animal Behaviour, 1953, **1**, 43—47.
Hediger H. Wild animals in captivity. New York: Dover, 1964.
Hediger H. Environmental factors influencing the reproduction in zoo animals. In: F. A. Beach (Ed.), Sex and behavior. New York: Wiley, 1965, pp. 319—354.

Heffner H. E., Ravizza R. J., Masterton B. Hearing in primitive mammals. IV. Bushbaby (*Galago senegalensis*). Journal of Auditory Research, 1969, **9**, 19—23.
Hegmann J. P. Physiological function and behavior genetics: I. Genetic variance for peripheral conduction velocity in mice. Behavior Genetics, 1972, **2**, 55—67.
Heiligenberg W. Processes governing behavioral states of readiness. Advances in the Study of Behavior, 1974, **5**, 173—200.
Heimer L., Larsson K. Drastic changes in the mating behaviour of male rats following lesions in the junction of diencephalon and mesencephalon. Experientia, 1964, **20**, 1—4.
Hein A., Held R. Dissociation of the visual placing response into elicited and guided components. Science, 1967, **158**, 390—392.
Heinroth O., Heinroth K. The birds. Ann Arbor, Mich.: University of Michigan Press, 1958.
Held R., Bauer J. A. Jr. Visually guided reaching in infant monkeys after restricted rearing. Science, 1967, **155**, 718—720.
Held R., Hein A. Movement-produced stimulation in the development of visually guided behavior. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1963, **56**, 872—876.
Henderson N. D. Prior treatment effects on open-field behavior of mice — A genetic analysis. Animal Behavior, 1967, **15**, 364—376.
Henderson N. D. The confounding effects of genetic variables in early experience research: Can we ignore them? Developmental Psychobiology, 1968a, **1**, 146—152.
Henderson N. D. Genetic analysis of acquisition and retention of a conditioned fear in mice. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1968b, **65**, 325—330.
Henderson N. D. Genetic influences on the behavior of mice can be obscured by laboratory rearing. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1970a, **72**, 505—511.
Henderson N. D. Brain weight increases resulting from environmental enrichment: A directional dominance in mice. Science, 1970b, **169**, 776—778.
Henton W. W., Smith J. C., Tucker D. Odor discrimination in pigeons. Science, 1966, **153**, 1138.
Herberg L. J., Pye J. G., Blundell J. E. Sex differences in the hypothalamic regulation of food hoarding: Hormones versus calories. Animal behavior, 1972, **20**, 186—191.
Heron W. T. The inheritance of brightness and dullness in maze learning ability in the rat. Journal of Genetic Psychology, 1941, **59**, 41—49.
Hess E. H. Imprinting: An effect of early experience. Science, 1959, **130**, 133—141.
Hess E. H. «Imprinting» in a natural laboratory. Scientific American, 1972, **227**(2), 24—31.
Hess E. H. Comparative sensory processes. In: D. A. Dewsbury and D. A. Rethlingshafer (Eds.), Comparative psychology: A modern survey. New York: McGraw-Hill, 1973, pp. 344—394.
Heston L. L. The genetics of schizophrenic and schizoid desease. Science, 1970, **167**, 249—256.
Hilgard E. R., Bower G. H. Theories of learning (3d ed.), New York: Appleton Century Crofts, 1966.
Hinde R. A. The behavior of certain cardueline F_1 inter-species hybrids. Behaviour, 1956, **9**, 202—213.
Hinde R. A. Interaction of internal and external factors in integration of canary reproduction. In: F. A. Beach (Ed.), Sex and behavior. New York: Wiley, 1965, pp. 381—415.
Hinde R. A. Animal behavior: A synthesis of ethology and comparative psychology (2d ed.), New York: McGraw-Hill, 1970.
Hinde R. A. Constraints on learning — An introduction to the problems. In:

R. A. Hinde, J. Stevenson-Hinde (Eds.), Constraints on learning: Limitations and predispositions. New York: Academic Press, 1973, pp. 1—19.
Hinde R. A. Biological bases of human social behavior. New York: McGraw-Hill, 1974.
Hinde R. A., Spencer-Booth Y. Effects of brief separation from mother on rhesus monkeys. Science, 1971, **173**, 111—118.
Hinde R. A., Stevenson-Hinde J. (Eds.), Constraints on learning: Limitations and predispositions. New York: Academic Press, 1973.
Hinde R. A., Tinbergen N. The comparative study of species-specific behavior. In: A. Roe, G. G. Simpson (Eds.), Behavior and evolution. New Haven: Yale University Press, 1958, pp. 251—268.
Hirsch J. Behavior genetics and individuality understood. Science, 1963, **142**, 1436—1442.
Hirsch J. Behavior-genetic analysis. In: J. Hirsch (Ed.), Behavior-genetic analysis. New York: McGraw-Hill, 1967, pp. 416—435.
Hirsch J., Boudreau J. C. Studies in experimental behavior genetics: I. The heritability of phototaxis in a population of *Drosophila melanogaster*. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1958, **51**, 647—651.
Hobson E. S. Feeding patterns among tropical reef fishes. American Scientist, 1975, **63**, 382—392.
Hodos W. Progressive ratio as a measure of reward strength. Science, 1961, **134**, 943—944.
Hodos W. Evolutionary interpretations of neural and behavioral studies of living vertebrates. In: F. O. Schmitt (Ed.), The neurosciences second study program. New York: Rockefeller University Press, 1970, pp. 26—39.
Hodos W., Campbell C. B. G. Scala naturae: Why there is no theory in comparative psychology. Psychological Review, 1969, **76**, 337—350.
Hoffman H. S., Searle J. L., Toffey S., Kozma F., Jr. Behavioral control by imprinted stimulus. Journal of the Experimental Analysis of Behavior, 1966, **9**, 177—189.
Hogan J. A. Fighting and reinforcement in the Siamese fighting fish (*Betta splendens*). Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1967, **64**, 356—359.
Hogan J. A. Development of food recognition in young chicks: I. Maturation and nutrition. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1967a, **83**, 355—366.
Hogan J. A. Development of food recognition in young chicks: II. Learned associations over long delays. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1973b, **83**, 367—373.
Hogan J. A. How young chicks learn to recognize food. In: R. A. Hinde, J. Stevenson-Hinde (Eds.), Constraints on learning: Limitations and predispositions. New York: Academic Press, 1973c, pp. 119—139.
Hogan J. A., Kleist S., Hutchins C. S. L. Display and food as reinforcers in the Siamese fighting fish (*Betta splendens*). Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1970, **70**, 351—357.
Hollis J. H. Habituatory response decrement in pupae of *Tenebrio molitor*. Animal Behavior, 1963, **11**, 161—163.
Holmes E., Gruenberg G. Learning in plants? Worm Runner's Digest, 1965, **7**(1), 9—11.
Holmes E., Yost M. «Behavioral» studies in the sensitive plant. Worm Runner's Digest, 1966, **8**(2), 38—40.
Holmes T. M., Aksel R., Royce J. R. Inheritance of avoidance behavior in *Mus musculus*. Behavior Genetics, 1974, **4**, 357—371.
Honig W. K. (Ed.). Operant behavior: Areas of research and applications. New York: Appleton Century Crofts, 1966.
Hoogland R., Morris D., Tinbergen N. The spines of sticklebacks (*Gasterosteus* and *Pygosteus*) as means of defense against predators (*Perca* and *Esox*). Behavior, 1957, **10**, 205—236.

Hopkins C. D. Electric communication in fish. American Scientist, 1974, **62**, 426—437.
Horel J. A. The brain and behavior in phylogenetic perspective. In: D. A. Dewsbury, D. A. Rethlingshafer (Eds.), Comparative psychology: A modern survey. New York: McGraw-Hill, 1973, pp. 271—300.
Horn J. M. Aggression as component of relative fitness in four inbred strains of mice. Behavior Genetics, 1974, **4**, 373—381.
Horridge G. A. Learning of leg position by the ventral nerve cord in headless insects. Proceedings of the Royal Society of London, 1962, **157B**, 33—52.
Horridge G. A. The electrophysiological approach to learning in isolatable ganglia. Animal Behaviour, 1965, **13**, Suppl. 1, 163—182.
House E. L., Pansky B. A. A functional approach to neuroanatomy. New York: McGraw-Hill, 1967.
Hrdy S. B. Male-male competition and infanticide among langurs (*Presbytis entellus*). Folia Primatologica, 1974, **22**, 19—58.
Hrdy S. B. Care and exploitation of nonhuman primates infants by conspecifics other than the mother. Advances in the Study of Behavior, 1976, **6**, 101—158.
Hubel D. H., Wiesel T. N. Receptive fields of cells in striate cortex of very young, visualy inexperienced kittens. Journal of Neurophysiology, 1963, **26**, 994—1002.
Huber F. Untersuchungen über die Function des zentral Nervensystems und insbesondere des Gehirnes bei der Fortbewegung und der Lauterzeugung der Grillen. Zeitschrift für vergleichende Physiologie, 1960, **44**, 60—132.
Huber F. Central nervous control of sound production in crickets and some speculations on its evolution. Evolution, 1962, **16**, 429—444.
Huber J. C., Rucker W. B., McDiarmid C. G. Retention of escape training and activity changes in single paramecia. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1974, **86**, 258—266.
Hughes C. W. Jr. Early experience in domestication. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1975, **88**, 407—417.
Hughes R. N. Social facilitation of locomotion and exploration in rats. British Journal of Psychology, 1975, **60**, 385—388.
Hullett J. W., Homzie M. J. Sensitization effect in the classical conditioning of *Dugesia dorotocephala*. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1966, **62**, 227—230.
Hulse S. H., Deese J. Egeth H. The physiology of learning. New York: McGraw-Hill, 1975.
Hunsaker D. Ethological isolating mechanisms in the *Scelopus torquatus* group of lizards. Evolution, 1962, **16**, 62—74.
Hunt E. Computer simulation: Artificial intelligence studies and their relevance to psychology. Annual Review of Psychology, 1968, **19**, 135—168.
Hunter M. W. III, Kamil A. C. Object-discrimination learning set and hypothesis behavior in the northern blue jay (*Cyanocitta cristata*). Psychonomic Science, 1971, **22**, 271—272.
Hunter M. W. III, Kamil A. C. Marginal learning set formation by the crow (*Corvus brachyrhynchos*). Bulletin of Psychonomic Society, 1975, **5**, 373—375.
Hutchison J. B. Hypothalamic mechanisms of sexual behavior, with special references to birds. Advances in the Study of Behavior, 1976, **6**, 159—200.
Hutchison J. B., Poynton J. C. A neurological study of the clasp reflex in *Xenopus laevis* (Daudin). Behaviour, 1963, **22**, 41—63.
Huxley I. S. The present standing of the theory of sexual selection. In: G. R. deBeer (Ed.), Evolution: Essays on aspects of evolutionary biology. Oxford: Oxford University Press, 1938, pp. 11—42.
Hyde J. S. Inheritance of learning ability in mice: A diallel-environmental analysis. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1974, **86**, 116—123.
Hydén H., Lange P. W. A differentiation in RNA response in neurons early and late during learning. Proceedings of the National Academy of Sciences, U. S. A., 1965, **53**, 946—952.

Immelman K. Sexual and other long-term aspects of imprinting in birds and other species. Advances in the Study of Behavior, 1972, **4**, 147—174.
Jacobson A. L., Horowitz S. D., Fried C. Classical conditioning, pseudoconditioning, or sensitization in the planarian. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1967, **64**, 73—79.
Jakway J. S. Inheritance of patterns of mating behavior in the male guinea pig. Animal Behaviour, 1959, **7**, 150—162.
Jameson E. W., Jr. Natural history of the prairie vole. University of Kansas Publications of the Museum of Natural History, 1947, **1**, 125—151.
Jaynes J. The historical origins of «ethology» and «comparative psychology». Animal Behaviour, 1969, **17**, 601—606.
Jensen D. D. Experiments on «learning» in paramecia. Science, 1957a, **125**, 191—192.
Jensen D. D. More on «learning» in paramecia. Science, 1957b, **126**, 1341—1342.
Jensen D. D. Operationism and the question «Is this behavior learned or innate?». Behaviour, 1961, **17**, 1—8.
Jensen D. D. Paramecia, planaria and pseudo-learning. Animal Behaviour, 1965, Suppl. 1, 9—20.
Jensen D. D. Polythetic biopsychology: An alternative to behaviorism. In: J. H. Reynierse (Ed.), Current issues in animal learning. Lincoln, Nebr.: University of Nebraska Press. 1970, pp. 1—31.
Jerison H. J. Evolution of the brain and intelligence. New York: Academic Press, 1973.
Jerison H. J. Paleoneurology and the evolution of mind. Scientific American, 1976, **234**(1), 90—101.
Johnsgard P. A. The taxonomy of the Anatinae — A behavioral analysis. Ibis, 1961, 103—71—85.
Johnsgard P. A. Animal behavior. (2d ed.). Dubuque, Iowa: WmC. Brown, 1972.
Johnson D. F., Phoenix C. H. Hormonal control of female sexual attractiveness, proceptivity, and receptivity in rhesus monkeys. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1976, **90**, 473—483.
Johnson R. N. Aggression in man and animals. Phyladelphia: Saunders, 1972.
Johnson R. N., Johnson L. D. Intra- and interspecific social and aggressive behavior in the male Siamese fighting fish, *Betta splendens.* Animal Behaviour, 1973, **21**, 665—672.
Johnston R. E. Sexual excitation function of hamster vaginal secretion. Animal Learning and Behavior, 1975, **3**, 161—166.
Johnston R. E., Zahorik D. M. Taste aversions to sexual attractants. Science, 1975, **189**, 893—894.
Jolly A. The evolution of primate behavior. New York: Macmillan, 1972.
Jolly A. Primate birth hour. International Zoo Yearbook, 1973, **13**, 391—397.
Jouvet M. Biogenic amines and the states of sleep. Science, 1969, **163**, 32—41.
Jouvet-Mounier D., Astic L., Lacote D. Ontogenesis of the states of sleep in rat, cat, and guinea pig during the first postnatal month. Developmental Psychobiology, 1969, 2, 216—239.
Kalat J. W Taste-aversion learning in infant guinea pigs. Developmental Psychobiology, 1975, 8, 383—387.
Kamil A. C., Hunter M. W. III. Performance on object-discrimination learning set by Greater Hill myna (*Gracula religiosa*). Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1970, **73**, 68—73.
Karli P. The Norway rat's killing response to the white mouse. Behaviour, 1956, **10**, 81—103.
Katz M. S., Deterline W. A. Apparent learning in the paramecium. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1958, **51**, 243—247.
Kaufman D. W. Differential owl predation on white and agouti *Mus musculus.* Auk, 1974a, **91**, 145—150.
Kaufman D. W. Differential predation on active and inactive prey by owls. Auk, 1974b, **91**, 172—173.

Kaufmann J. H. A three-year study of mating behavior in a freeranging band of rhesus monkeys. Ecology, 1965, **46**, 500—512.
Kaufmann J. H. Is territory definable? In: A. H. Esser (Ed.), Behavior and Environment: The use of space by animals and men. New York, Plenum, 1971, pp. 36—40.
Kaufmann J. H. The ecology and evolution of social organization in the kangaroo family (Macropodidae). American Zoologist, 1974a, **14**, 51—62.
Kaufmann J. H. Social ethology of the whiptail wallaby, *Macropus parryi,* in northeastern New South Wales. Animal Behaviour, 1974b, **22**, 281—369.
Kawamura S. The process of subculture propagation among Japanese macaques. In: C. H. Southwick (Ed.), Primate social behavior: An enduring problem. Princeton, N. J.: Van Nostrand, 1963, pp. 82—90.
Keesey R. E., Powley T. L. Hypothalamic regulation of body weight. American Scientist, 1975, **63**, 558—565.
Keeton W T. The orientational and navigational basis of homing in birds. Advances in the Study of Behavior, 1974a, **5**, 47—132.
Keeton W. T The mystery of pigeon homing. Scientific American, 1974b, **231** (6), 96—107.
Keeton W T., Brown A. I. Homing behavior of pigeons not disturbed by application of an olfactory stimulus. Journal of Comparative Physiology, 1976, **105**, 259—266.
Kellogg W. N. Echo ranging in the porpoise. Science, 1958, **128**, 982—988.
Kellogg W. N. Poproises and sonar. Chicago: University of Chicago Press, 1961.
Kellogg W. N. Communication and language in the home-raised chimpanzee. Science, 1968, **162**, 423—427.
Kessel E. L. The mating activities of balloon flies. Systematic Zoology, 1955, **4**, 97—104.
Kessler S. Selection for and against ethological isolation between *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila persimilis.* Evolution, 1966, **20**, 634—645.
Kessler S., Kraemer H. C. Gene substitution and geotaxis in *Drosophila melanogaster.* Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1975, **89**, 274—278.
Kettlewell H. B. Insect survival and selection for pattern. Science, 1965, **148**, 1290—1296.
Kevan P. G. Sir Thomas More on imprinting: Observations from the sixteenth century. Animal Behaviour, 1976, **24**, 16—17.
Kimble G. A. Hilgard and Marquis' conditioning and learning. New York: Appleton Century Crofts, 1961.
King H. D. Life processes in gray Norway rats during fourteen years in captivity. American Anatomical Memoirs, 1939, **17**, 1—72.
King H. D., Donaldson H. H. Life processes and size of the body and organs of the gray Norway rat during ten generations in captivity. American Anatomical Memoirs, 1929, **14**, 1—106.
King J. A. Social behavior, social organization and population dinamics in a black-tailed prairie dog town in the Black Hills of South Dakota. Contributions of the Laboratory of Vertebrate Biology of the University of Michigan, 1955, **67**, 1—123.
King J A. Parameters relevant to determining the effect of early experience upon adult behavior in animals. Psychological Bulletin, 1958, **55**, 46—58.
King J. A. The social behavior of prairie dogs. Scientific American, 1959, **201** (4), 128—140.
King J. A. Maternal behavior in *Peromyscus.* In: H. L. Rheingold (Ed.), Maternal behavior in mammals. New York: Wiley, 1963, pp. 58—93.
King J. A. Biology of *Peromyscus* (Rodentia). Lawrence, Kants.: American Society of Mammalogists, 1968.
King J. A. Ecological psychology: An approach to motivation. Nebraska Symposium on Motivation, 1970, **18**, 1—33.
King J. A., Vestal B. M. Visual acuity of *Peromyscus.* Journal of Mammalogy, 1974, **55**, 238—243.

Kirby R. H. Acquisition, extinction, and retention of an avoidance response in rats as a function of age. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1963, **56**, 158—162.
Klinghammer E. Factors influencing choice of mate in altricial birds. In: H. W. Stevenson, E. H. Hess, H. L. Reingold (Eds.), Early behavior: Comparative and developmental approaches. New York: Wiley, 1967, pp. 5—42.
Klopfer P. H. Stimulus preferences and imprinting. Science, 1967, **156**, 1394—1396.
Klopfer P. H. Mother Love: What turns it on? American Scientist, 1971, **59**, 404—407.
Klopfer P. H. An introduction to animal behavior: Ethology's first century. Englewood Cliffs, N. J.: Prentice-Hall, 1974.
Klopfer P. H., Hatch J. J. Experimental considerations. In: T. A. Sebeok (Ed.), Animal communication: Techniques of study and results of research. Bloomington, Ind: Indiana University Press, 1968.
Knight G. R., Robertson A., Waddington C. H. Selection for sexual isolation within a species. Evolution, 1956, **10**, 14—22.
Koford C. B. The vicuña and the puna. Ecological Monographs, 1957, **27**, 153—219.
Komisaruk B. R. Effects of local brain implants of progesterone on reproductive behavior in ring dove. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1967, **164**, 219—224.
Komisaruk B. R. Strategies in neuroendocrine neurophysiology. American Zoologist, 1971, **11**, 741—754.
Komisaruk B. R., Adler N. T., Hutchison J. B. Genital sensory field: Enlargement by estrogen treatment in female rats. Science, 1972, **178**, 1295—1298.
Konishi M. The role of auditory feedback in the vocal behavior of the domestic fowl. Zeitschrift für Tierpsychologie, 1963, **20**, 349—367.
Konishi M. The attributes of instinct. Behaviour, 1966, **27**, 316—328.
Konishi M. How the owl tracks its pray. American Scientist, 1973, **61**, 414—424.
Koopman K. F. Natural selectiton for isolation between *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila persimilis*. Evolution, 1950, **4**, 135—148.
Korenbrot C. C., Schomberg D. W., Erickson C. J. Radioimmunoassay of plasma estradiol during the breeding cycle of ring doves (*Streptopelia risoria*). Endocrinology, 1974, **94**, 1126—1132.
Kostowski W., Rewerski W., Pichocki T. Effects of some steroids on aggressive behaviour in mice and rats. Neuroendocrinology, 1970, **6**, 311—318.
Kow L. M., Malsbury C. W., Pfaff D. W. Effects of progesteron on female reproductive behavior in rats: Possible modes of action and role in behavioral sex differences. In: W. Montagna, W. A. Sadler (Eds.), Reproductive behavior, New York; Plenum, 1974, pp. 179—210.
Krane R. V., Wagner A. R. Taste aversion learning with delayed shock US: Implications for the «generality of the laws of learning». Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1975, **88**, 882—889.
Krasne F B. Excitation and habituation of the crayfish escape reflex: The depolarizing response in lateral giant fibers of the isolated abdomen. Journal of Experimental Biology, 1969, **50**, 29—46.
Krebs C. J., Gaines M. S., Keller B. L., Myers J. H., Tamarin R. H. Population cycles in small rodents. Science,1973, **179**, 35—44.
Kruuk H. Surplus killing by carnivores. Journal of Zoology, 1972, **166**, 233—244.
Kuehn R. E., Young W. C. Mating behavior in adult *Macaca mulatta*. American Zoologist, 1965, 5, 687—688 (Abstract).
Kummer H. Primate societies: Group techniques of ecological adaptation. Chicago: Aldine-Atherton, 1971.
Kuo Z. Y. The dynamics of behavior development. New York: Random House, 1967.
Kupfermann I. Neurophysiology of learning. Annual Review of Psychology, 1975, **26**, 367—391.
Kuse A. R., DeFries J. C. Social dominance and Darwinian fitness in laboratory mice: An alternative test. Behavioral Biology, 1976, **16**, 113—116.

Lack D. Darwin's finches. Cambridge: Cambridge University Press, 1947.
Lack D. Darwin's finches. Scientific American 1953, **188**(4), 66—72.
Lagerspetz K. M. J. Aggression and aggressiveness in laboratory mice. In: S. Garattini, E. B. Sigg (Eds.), Aggressive behavior. Amsterdam: Excerpta Medica, 1969, pp. 77—85.
Lagler K. F., Bardach J. E., Miller R. R. Ichthyology. New York: Wiley, 1962.
Lahue R., Kokkinidis L., Corning W. Telson reflex habituation in *Limulus polyphemus*. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1975, **89**, 1061—1069.
Lamb M. E. Psychological mechanisms in the control of maternal behavior in rats: A review. Psychological Bulletin, 1975, **82**, 104—119.
Land R. B., McGill T. E. The effects of the mating pattern of the mouse on the formation of corpora lutea. Journal of Reproduction and Fertility, 1967, **13**, 121—125.
Landry S. The rodentia as omnivores. Quarterly Review of Biology, 1970, **45**, 351—372.
Lanier D. L., Dewsbury D. A., Studies of copulatory behavior in northern grasshopper mice (*Onychomys leucogaster*). Animal Behaviour, 1977, **25**, 185—192.
Lanier D. L., Estep D. Q., Dewsbury D. A. Copulatory behavior of golden hamsters: Effects on pregnancy. Physiology and Behavior, 1975, **15**, 209—212.
Larsson K. Conditioning and sexual behavior in the male albino rat. Stockholm: Almquist, Wiksell, 1956.
Larsson K. Mating behavior in male rats after cerebral cortex ablation. I. Effects of lesions in the dorsolateral and medium cortex. Journal of Experimental Zoology, 1962, **151**, 167—176.
Larsson K. Mating behavior in male rats after cerebral cortex ablation II. Effects of lesions in the frontal lobes compared to lesions in the posterior half of the hemispheres. Journal of experimental Zoology, 1964, **155**, 203—214.
Larsson K. Individual differences in reactivity to androgen in male rats. Physiology and Behavior, 1966, **1**, 255—258.
Lashley K. S. In search of the engram. Society of Experimental Biology symposium No. 4: Physiological mechanisms in animal bahavior. Cambridge: Cambridge University Press, 1950.
Latane B., Joy V., Meltzer J., Lubell B., Capell H. Stimulus determinants of social attraction in rats. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1972, **79**, 13—21.
Layne J. N. Nest-building behavior in three species of deer mice *Peromyscus*. Behaviour, 1969, **35**, 288—303.
Layne J. N. Climbing behavior of *Peromyscus floridanus* and *Peromyscus gossypinus*. Journal of Mammalogy, 1970, **51**, 580—591.
Layne J. N. Activity responses of two species of *Peromyscus* (Rodentia, Muridae) to varying light cycles. Oecologia, 1971, **7**, 223—241.
Layne J. N., Ehrhart L. M. Digging behavior of four species of deer mice (*Peromyscus*). American Museum Novitates, 1970, **2429**, 1—16.
Lazarus J., Crook J. H., The effects of luteinizing hormone, oestrogen and ovariectomy on the agonistic behaviour of female *Quelea quelea*. Animal Behaviour, 1973, **21**, 49—60.
LeBoeuf B. J. Interindividual associations in dogs. Behaviour, 1967, **29**, 268—295.
LeBoeuf B. J. Male-male competition and reproductive success in elephant seals. American Zoologist, 1974, **14**, 163—176.
LeBoeuf B. J. Sex and evolution. In: T. E. McGill, D. A. Dewsbury, B. D. Sachs (Eds.), Sex and behavior: Status and prospectus. New York: Plenum 1977, in press.
LeBoeuf B. J., Peterson R. S. Social status and mating activity in elephant seals. Science, 1969, **163**, 91—93.
Lee C. T., Griffo W. Early androgenization and aggression pheromone in inbred mice. Hormones and Behavior, 1973, **4**, 181—189.

Lee M. H. S., Williams D. I. Changes in licking behaviour of rat mother following handling of young. Animal Behaviour, 1974, **22**, 679—681.
Lee R. Conditioning of free operant response in planaria. Science, 1963, **139**, 1048—1049.
Lehrman D. S. A critique of Konrad Lorenz's theory of instinctive behavior. Quarterly Review of Biology, 1953, **28**, 337—363.
Lehrman D. S. The reproductive behavior of ring doves. Scientific American, 1964, **211**(5), 48—54.
Lehrman D. S. Interaction between internal and external environments in the regulation of the reproductive cycle of the ring dove. In: F. A. Beach (Ed.), Sex and behavior, New York: Wiley, 1965, pp. 355—380.
Lehrman D. S. Semantic and conceptual issues in the nature-nurture problem. In: L. R. Aronson, E. Tobach, D. S. Lehrman, J. S. Rosenblatt (Eds.). Development and evolution of behavior. San Francisco: Freeman, 1970, pp. 17—52.
Leon M. Maternal pheromone. Physiology and Behavior, 1974, **13**, 441—453.
Leshner A. I. The adrenals and the regulatory nature of running wheel activity. Physiology and Behavior, 1971, **6**, 551—558.
Leshner A. I. A model of hormones and agonistic behavior. Physiology and Behavior, 1975, **15**, 225—235.
Leshner A. I., Candland D. K. Endocrine effects of grouping and dominance rank in squirrel monkeys. Physiology and Behavior, 1972, **8**, 441—445.
Lettvin J. Y., Maturana H. R., McCalloch W. S., Pitts W. H. What the frog's eye tells the frog's brain. Proceedings of the Institute of Radio Engineers, 1959, **47**, 1940—1951.
Levine B. A. Effects of drive and incentive magnitude on serial discrimination reversal learning in pigeons and chickens. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1974, **86**, 730—735.
Levine L. Studies on sexual selection in mice: I. Reproductive competition between albino and black-agouti males. American Naturalist, 1958, **92**, 21—26.
Levine S. A further study of infantile handling and adult avoidance learning. Journal of Personality, 1956, **25**, 70—80.
Levine S. Hormones and conditioning. Nebraska Symposium on Motivation, 1968, **16**, 85—101.
Levine S. Introduction and basic concepts. In: S. Levine (Ed.), Hormones and behavior. New York: Academic Press, 1972, pp. 1—9.
Levine S., Mullins R. F. Jr. Hormonal influences on brain organization in infant rats, Science, 1966, **152**, 1585—1592.
Levine S., Otis L. S. The effects of handling during pre- and postweaning on the resistance of the ablino rat in adulthood. Canadian Journal of Psychology, 1958, **12**, 103—108.
Levine S., Wetzel A. Infantile experiences, strain differences and avoidance learning. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1963, **56**, 879—881.
Levy E., Allen A., Caton U., Holmes E. An attempt to condition the sensitive plant: *Mimosa pudica.* Journal of Biological Psychology, 1970, **12**(1), 86—87.
Lewis C. I. Mind and world order. New York: Dover, 1929.
Leyhausen P. The communal organization of solitary mammals. Symposium of the Zoological Society of London, 1965, **14**, 249—263.
Lin N., Michener C. D. Evolution of sociality in insects. Quarterly Review of Biology, 1972, **47**, 131—159.
Lincoln G. A., Guiness F., Short R. V. The way in which testosteron controls the social and sexual behavior of the red deer stag (*Cervus elaphus*). Hormones and Behavior, 1972, **3**, 375—396.
Lindauer M. Communication among social bees. Cambridge, Mass.: Harvard University Press, 1961.
Lints C. E., Harvey J. A. Altered sensitivity to footshock and decreased brain content of serotonin following brain lesions in the rat. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1969, **67**, 23—31.
Lindzey G., Thiessen D. D., Introduction: *Mus musculus,* mechanisms and man. In: G. Lindzey, D. D. Thiessen (Eds.), Contributions to behavior-genetic analysis:

The mouse as a prototype. New York: Appleton Century Crofts, 1970, pp. ix—xviii.
Lisk R. D. Inhibitory centers in sexual behavior in the male rat. Science, 1966, **152**, 669—670.
Lisk R. D. Oestrogen and progesteron synergism and elicitation of maternal nest-building in the mouse (*Mus musculus*). Animal Behavior, 1971, **19**, 606—610.
Lissmann H. W., Machin K. E. The mechanism of object location in *Gymnarchus niloticus* and similar fish. Journal of Experimental Biology, 1958, **35**, 451—486.
Lloyd J. E., Studies on the flash communication system in *Photinus* fireflies. Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan, 1966, **130**, 1—95.
Lloyd J. E. Flashes of *Photuris* fireflies: Their value and use in recognizing species. Florida Entomologist, 1969, **52**, 29—35.
Lloyd J. E. Aggressive mimicry in *Photuris* fireflies: Signal repertoires by *Femmes fatales*. Science, 1975, **187**, 452—453.
Lockard R. B. The albino rat: A defensible choice or a bad habit. American Psychologist, 1968, **23**, 734—742.
Lockard R. B. Reflections on fall of comparative psychology: Is there a message for us all? American Psychologist, 1971, **26**, 168—179.
Lockard R. B. Experimental inhibition of activity of kangaroo rats in the natural habitat by an artificial moon. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1975, **89**, 263—266.
Logan C. A. Topographic changes in responding during habituation to water-stream stimulation in sea-anemones (*Anthopleura elegantissima*). Journal of Comparative Physiological Psychology, 1975, **89**, 105—117.
Loizos C. Play in mammals. In: P. A. Jewell, C. Loizos (Eds.), Play, exploration and territory in mammals. London: Academic Press, 1966, pp. 1—9.
Lorenz K. Z. The comparison in the bird's world. Auk, 1937a, **54**, 245—273.
Lorenz K. Z. Über die Bildung des Instinktbegriffes. Die Naturwissenschaften, 1937b, **25**, 298—300 (Trans. R. Martin).
Lorenz K. Z. Vergleichende Bewegungsstudien an Anatinen. Journal für Ornithologie, Suppl., 1941, **79**, 194—294 (Trans. R. Martin).
Lorenz K. The comparative method in studying innate behavior patterns. Symposium of the Society for Experimental Biology, 1950, **4**, 221—268.
Lorenz K. Z. The evolution of behavior. Scientific American, 1958, **199**(6), 67—78.
Lorenz K. Z. Evolution and modification of behavior. Chicago: University of Chicago Press, 1965.
Lorenz K. Z. The fashionable fallacy of dispensing with description. Naturwissenschaften, 1973, **60**, 1—9.
Lorenz K. Z. Analogy as a source of knowledge. Science, 1974, **185**, 229, 234.
Lorenz K. Z., Tinbergen N. Taxis und Instinkthandlung in der Eirollbewegung der Graugans. Zeitschrift für Tierpsychologie, 1938, **2**, 1—29.
Lott D. F., Brody P. N. Support of ovulation in the ring dove by auditory and visual stimuli. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1966, **62**, 311—313.
Lott D., Scholtz S. D., Lehrman D. S. Exteroceptive stimulation of the reproductive system of the female ring dove (*Streptopelia risoria*) by the mate and by the colony milieu. Animal Behaviour, 1967, **15**, 433—437.
Lowes G., Bitterman M. E. Reward and learning in the goldfish. Science, 1967, **157**, 455—457.
Loy J. Estrous behavior of free-ranging rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). Primates, 1971, **12**, 1—31.
Luttge W. G. Effects of anti-estrogens on testosterone stimulated male sexual behavior and peripheral target tissues in the castrate male rat. Physiology and Behavior, 1975, **14**, 839—846.
Luttge W. G., Hall N. R. Differential effectiveness of testosterone and its metabolites in the induction of male sexual behavior in two strains of albino mice. Hormones and Behavior, 1973, **4**, 31—43.

Lynch C. B., Hegmann J. P. Genetic differences influencing behavioral temperature regulation in small mammals: I. Nesting by *Mus musculus*. Behavior Genetics, 1972, **2**, 43—53.
MacArthur R. H., Wilson E. O. The theory of island biogeography. Princeton, N. J.: Princeton University Press, 1967.
Mackintosh N. J. The psychology of animal learning. London: Academic Press, 1974.
Mackintosh N. J., Mackintosh J. Performance of *Octopus* over a series of reversals of simultaneous discrimination. Behaviour, 1964, **12**, 321—324.
Maier N. R. F., Schneirla T C. Principles of animal psychology. New York, McGraw-Hill, 1935.
Maier R. A., Maier B. M. Comparative animal behavior. Belmont, Calif.: Brocks/Cole, 1970.
Malsbury C. W., Pfaff D. W., Neural and hormonal determinants of mating behavior in adult male rats. A review. In: L. V. DiCara (Ed.), Limbic and autonomic nervous systems research. New York: Plenum, 1973, pp. 85—136.
Manning A. The sexual behavior of two sibling *Drosophila* species. Behaviour, 1959, **15**, 123—145.
Manning A. Evolutionary changes and behavior genetics. Genetics Today, 1964, Proceedings XI Congress of Genetics, 807—813.
Manning A. An introduction to animal behavior. (1st ed.), Reading, Mass.: Addison-Wesley, 1967.
Manning E. Evolution of behavior. In: J. L. McGaugh (Ed.), Psychobiology: Behavior from a biological perspective. New York: Academic Press, 1971, pp. 1—52.
Marler P. Studies of fighting in chaffinches. 3. Proximity as a cause of aggression. British Journal of Animal Behaviour, 1956, **4**, 23—30.
Marler P. Development in the study of animal communication. In: P. R. Bell (Ed.), Darwin's biological work. Cambridge: Cambridge University Press, 1959, pp. 150—206.
Marler P. The filtering of external stimuli during instinctive behavior. Cambridge, Cambridge University Press, 1963, pp. 150—166.
Marler P. A comparative approach to vocal learning: Song development in white-crowned sparrows. Journal of Comparative Psychology Monograph, 1970, **71** (2), 1—25.
Marler P., Hamilton W. J. III. Mechanisms of animal behavior. New York: Wiley, 1966.
Martan J., Shepherd B. A. Role of copulatory plug in reproduction of the guinea pig. Journal of Experimental Zoology, 1976, **196**, 79—84.
Mason W A. The effects of social restriction on the behavior of rhesus monkeys: I. Free social behavior. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1960, 53, 582—589.
Mason W A. The effects of social restriction on the behavior of rhesus monkeys: II. Tests of gregariousness. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1961, **54**, 287—290.
Mason W A., Lott D. F. Ethology and comparative psychology. Annual Review of Psychology, 1976, **27**, 129—154.
Masterton B., Skeen L. C. Origins of anthropoid intelligence: Prefrontal system and delayed alternation in hedgehog, tree shrew, and bush baby. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1972, **81**, 423—433.
Masterton R. B., Bitterman M. E., Campbell C. B., Hotton N. (Eds.) Evolution of brain and behavior in vertebrates. Hillsdale, N. J. Erlbaum, 1976.
Masterton R. B., Hodos W., Jerison H. (Eds.) Evolution, brain, and behavior. Persistent problems. Hillsdale, N. J.: Erlbaum, 1976.
Matthews G. V T Bird navigation. Cambridge University Press, 1955.
Maturana H R., Lettvin J. Y., McCulloch W S., Pitts W. H. Anatomy and physiology of vision in the frog *(Rana pipiens)*. Journal of General Physiology, Supplement, 1960, **43** (2), 129—175.
Maynard Smith J. Evolution and the theory of games. American Scientist, 1976, **64**, 41—45.

Maynard Smith J., Parker G. A. The logic of asymmetric contests. Animal Behaviour, 1976, **24**, 159—175.
Mayr E., Behavior and systematics. In: A. Roe, G. A. Simpson (Eds.), Behavior and evolution, New Haven, Conn.: Yale University Press, 1958, pp. 341—362.
Mayr E. Animal species and evolution. Cambridge University Press, 1963.
Mayr E. Sexual selection and natural selection. In B. G. Campbell (Ed.), Sexual selection and the descent of man. Chicago, Aldine, 1972, pp. 87—104.
McBride G. The study of social organization. Behaviour, 1976, **59**, 96—115.
McClearn G. E. Strain differences in activity in mice: Influences of illumination. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1960, **53**, 142—143.
McClearn C. E., DeFries J. C. Introduction to behavioral genetics. San Francisco: Freeman, 1973.
McClintock M. K. Menstrual synchrony and suppression. Nature, 1971, **229**, 244—245.
McClintock M. K. Sociobiology of reproduction in the Norway rat (*Rattus norvegicus*): Estrous synchrony and the role of the female rat in copulatory behavior. Doctoral dissertation, University of Pennsylvania, 1974.
McCollom R. E., Siegel P. B., Van Krey H. P. Response to androgen in lines of chickens selected for mating behavior. Hormones and Behavior, 1971, **2**, 31—42.
McConnel J. V. Cannibals, chemicals, and contiguity. Animal Behaviour 1965, Suppl. 1, 61—66.
McConnel J. V. Comparative physiology: Learning in invertebrates. Annual Review of Physiology, 1966, **28**, 107—136.
McConnel J. V. Specific factors influencing planarian behavior. In: W. C. Corning, S. C. Ratner (Eds.), Chemistry of learning: Invertebrate research. New York: Plenum, 1967, pp. 217—233.
McConnel J. V., Mpitsos G. Effects of the presence or absence of slime on classical conditioning in planarians. American Zoologist, 1965, **5**, 122 (Abstract).
McEwen B. S. Interactions between hormones and nerve tissue. Scientific American, 1976, **235**(1), 48—58.
McFarland D. J. (ed.). Motivational control systems analysis. New York: Academic Press, 1974.
McGaugh J. L. Time-dependent processes in memory storage. Science, 1966, **153**, 1351—1358.
McGaugh J. L., Herz M. J. Memory consolidation. San Francisco: Albion, 1972.
McGill T. E. Sexual behavior in three inbred strains of mice. Behaviour, 1962, **19**, 341—350.
McGill T. E. An enlarged study of genotype and recovery of sex drive in male mice. Psychonomic Science, 1969, **15**, 250—251.
McGill T. E. Induction of luteal activity in female mice. Hormones and Behavior, 1970a, **1**, 211—222.
McGill T. E. Genetic analysis of male sexual behavior. In: G. Lindzey, D. D. Thiessen (Eds.), Contributions to behavior-genetic analysis: The mouse as a prototype. New York: Appleton Century Crofts, 1970b, pp. 57—88.
McGill T. E. Readings in animal behavior. (1st ed.) New York: Holt, 1965.
McGill T. E., Blight W. C. The sexual behavior of hybrid male mice compared with the sexual behavior of males of the inbred parent strains. Animal Behaviour, 1963a, **11**, 480—483.
McGill T. E., Blight W. C. Effects of genotype on the recovery of sex drive in the male mouse. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1963b, **56**, 887—888.
McGill T. E., Haynes C. M. Heterozygosity and retention of ejaculatory reflex after castration in male mice. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1973, **84**, 423—429.
McGill T. E., Manning A. Genotype and retention of the ejaculatory reflex in castrated male mice. Animal Behavior, 1976, **24**, 507—518.
McGill T. E., Ransom T. W. The effects of genotypic change on conclusions regarding modes of inheritance of elements of behavior. Animal Behavior, 1968, **16**, 88—91.

McGrew W. C., Tutin C. E. G. Chimpanzee tool use in dental grooming. Nature, 1973, **241**, 477—478.
McKinney F. The comfort movements of Anatides. Behaviour, 1965, **25**, 120—220.
McKinney F. The behavior of ducks. In: E. S. E. Hafez (Ed.), The behaviour of domestic animals. Baltimore: Williams and Wilkins, 1969, pp. 593—626.
Meddis R. On the functiton of sleep. Animal Behaviour, 1975, **23**, 676—691.
Medewar P. B. Some immunological and endocrinological problems raised by the evolution of viviparity in vertebrates. Symposium of the Society for Experimental Biology, 1953, **7**, 320—338.
Melzack R. Early experience: A neuropsychological approach to heredity-environment interactions. In: G. Newton, S. Levine (Eds.), Early experience and behavior: The psychobiology of development. Springfield, Ill.: Charles C. Thomas, 1968, pp. 65—82.
Messeri P., Olivero A., Bovet D. Relations between avoidance and activity: A diallel study in mice. Behavioral Biology, 1972, **7**, 733—742.
Metzgar L. H. An experimental comparison of screech owl predation on resident and transient white-footed mice (*Peromyscus leucopus*). Journal of Mammalogy, 1967, **48**, 387—391.
Meyer M. E. Discriminative basis for astronavigation in birds. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1964, **58**, 403—406.
Meyerriecks A. J. Comparative breeding behavior of four species of North American herons. Nuttall Ornithological Club Publications, 1960, **2**, 1—158.
Meyerson B. J. Central nervous monoamines and hormone induced estrus behavior in the spayed rats. Acta Physiologica Scandinavica, 1964, **63**, Suppl. 241, 1—32.
Michael R. P., Keverne E. B. Pheromones in the communication of sexual status in primates. Nature 1968, **218**, 746—749.
Michael R. P., Keverne E. B. An annual rhythm in the sexual activity of the male rhesus monkey, *Macaca mulatta,* in the laboratory. Journal of Reproduction and Fertility, 1971, **25**, 95—98.
Michael R. P., Saayman G. S. Individual differences in the sexual behavior of male rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) under laboratory conditions, Animal Behaviour, 1967, **15**, 460—466.
Michael R. P., Saayman G. B., Zumpe D. Inhibition of sexual receptivity by progesteron in rhesus monkeys. Journal of Endocrinology, 1967, **39**, 309—310.
Miles R. C. Discrimination-learning sets. In: A. M. Schrier, H. F. Harlow, F. Stollnitz (Eds.), Behavior of nonhuman primates: Modern research trends. Vol. I. New York: Academic Press, 1965, pp. 51—95.
Millar R. D. Free-operant comparison of wild and domestic Norway rats. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1975, **89**, 913—922.
Miller N. E. Certain factors of learning relevant to the search for its physical basis. In: G. C. Quarton. T. Melnechuk, F. O. Schmitt (Eds.), The neurosciences: A study program. New York: Rockefeller University Press, 1967, pp. 643—652.
Milligan W L., Powell D. A., Boraso G., Sexual variables and shock-elicited aggression. Journal of Comparative and Psysiological Psychology, 1973, **83**, 441—450.
Misanin J. R., Nagy Z. M., Keiser E. F., Bowen W. Emergence of long-term memory in the neonatal rat. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1971, **77**, 188—199.
Mitchell D. Experiments on neophobia in wild and laboratory rats: A reevaluation. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1976, **90**, 190—197.
Mitchell G. Paternalistic behavior in primates. Psychological Bulletin 1969, **71**, 399—417.
Moltz H. Contemporary instinct theory and the fixed action pattern. Psychological Review, 1965, **72**, 27—47.
Moltz H., Lubin M., Leon M., Numan M. Hormonal induction of maternal behavior in the ovariectomized nulliparous rat. Physiology and Behavior, 1970, **5**, 1373—1377.

Moltz H., Rowland D., Steels M., Halaris A. Hypothalamic norepinephrine: Concentration and metabolism during pregnancy and lactation in the rat. Neuroendocrinology, 1975, **19**, 252—258.

Money J., Ehrhardt A. A. Mam and woman, boy and girl. Baltimore: John Hopkins University Press, 1972.

Montagna W., Sadler W. A. Reproductive behavior. New York: Plenum, 1974.

Moorcroft W. H., Lytle L. D., Campbell B. A. Ontogeny of starvation-induced behavioral arousal in the rat. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1971, **75**, 59—67.

Morgan C. L. Introduction to comparative psychology. New York: Scribner, 1894.

Morris D. The reproductive behavior of zebra finch (*Poephila guttata*) with special reference to pseudo-female behavior and displacement activities. Behaviour, 1954, **6**, 271—322.

Morris D. The feather postures of birds and the problem of the origin of social signals. Behaviour, 1956, **9**, 75—113.

Moss F. A. (Ed.) Comparative psychology. (2d Ed.) New York: Prentice-Hall, 1946.

Moss R. L., McCann S. M., Induction of mating behavior in rats by luteinizing hormone-releasing factor. Science, 1973, **181**, 177—179.

Mountjoy P. T., Bos J. H., Duncan M. O., Verplank R. B. Falconry: Neglected aspect of the history of psychology. Journal of the History of the Behavioral Sciences, 1969, **5**, 59—67.

Moyer K. E. Kinds of aggression and their physiological basis. Communications in Behavioral Biology, 1968, **2**, 65—87.

Moyer K. E. The psychobiology of aggression. New York: Harper and Row, 1976.

Mpitsos G. J., Collins S. D. Learning: Rapid aversive conditioning in the gastropod mollusk *Pleurobranchaea*. Science, 1975, **188**, 954—957.

Mpitsos G. J., Davis W. L. Learning: Classical and avoidance conditioning in the mollusk Pleurobranchaea. Science, 1973, **180**, 317—320.

Mueller H. C. Hawks select odd prey. Science, 1975, **188**, 953—954.

Mulligan J. A. Singing behavior and its development in the song sparrow, *Melospiza melodia*. University of California Publications in Zoology, 1966, **81**, 1—76.

Murphey R. M. Instrumental conditioning in the fruit fly, *Drosophila melanogaster*. Animal Behaviour, 1967, **15**, 153—161.

Murphy M. R., Schneider G. E. Olfactory bulb removal eliminates mating behaviour in the male golden hamster. Science, 1970, **167**, 302—304.

Myers J. H., Krebs C. J. Population cycles in rodents. Scientific American 1974, **230**(6), 38—46.

Myrberg A. A., Jr., Thresher R. E. Interspecific aggression and its relevance to the concept of territoriality in reef fishes. American Zoologist, 1974, **14**, 81—96.

Nadler R. D. Intrahypothalamic locus for induction of androgen sterilization in neonatal female rats. Neuroendocrinology, 1972, **9**, 349—357.

Narayanan C. H., Fox M. W., Hamburger V. Prenatal development of spontaneous and evoked acitivity in the rat (*Rattus norvegicus albinus*). Behaviour, 1971, **41**, 100—134.

Narins P. M., Capranica R. R. Sexual differences in the auditory system of the tree frog *Eleutherodactylus coqui*. Science, 1976, **192**, 378—380.

Nelson J. B. Colonial and cliff nesting in the gannet. Ardea, 1967, **55**, 60—90.

Nelson M. C. Classical conditioning in the blowfly (*Phormia regina*): Associative and exitatory factors. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1971, **77**, 353—368.

Nice M. M. The role of territory in bird life. American Midland Naturalist, 1941, **26**, 441—487.

Nigrosh B. J., Slotnick B. M., Nevin J. A. Olfactory discrimination, reversal learning, and stimulus control in rats. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1975, **89**, 285—294.

Nisbet I. C. T. Courtship-feeding, egg-size and breeding success in common terns. Nature, 1973, **241**, 141—142.

Noble G. K. Dominance in the life of birds. Auk, 1939, **56**, 263—273.

Noirot E. Ultrasounds and maternal behavior in small rodents. Developmental Psychobiology, 1972, 5, 371—387.
Nottebohm F. Ontogeny of bird song. Science, 1970, **167**, 950—956.
Nottebohm F. The origins of vocal learning. American Naturalist, 1972, **106**, 116—140.
Nottebohm F., Nottebohm M. Vocalizations and breeding behavior of surgically deafened ring doves *Streptopelia risoria.* Animal Behaviour, 1971, **19**, 313—328.
Numan M. Medial preoptic area and maternal behavior in the female rat. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1974, **87**, 746—759.
Nyby J., Wallace P., Owen K., Thiessen D. D. An influence of hormones on hoarding behavior in the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). Hormones and Behavior, 1973, **4**, 283—288.
O'Boyle M. Rats and mice together: The predatory nature of the rat's mouse-killing response. Psychological Bulletin, 1974, **81**, 261—269.
Olds J. Disterhoft J. F., Segal M., Kornblith C. L., Hirsh R. Learning centers of rat brain mapped by measuring latencies of conditioned unit responses. Journal of Neurophysiology, 1972, **35**, 202—219.
Oliverio A., Messeri P. An analysis of single-gene effects on avoidance, maze, wheel running, and exploratory behavior in the mouse. Behavioral Biology, 1973, **8**, 771—783.
Oppenheim R. W Color preferences in the pecking response of newly hatched ducks *(Anas platyrhynchos)*. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1968, **66**, Suppl., 1—17.
Oppenheim R. W. The ontogeny of behavior in the chick embryo. Advances in the Study of Behavior, 1974, 5, 133—172.
Orians G. H., On the evlolution of mating systems in birds and mammals. American Naturalist, 1969, **103**, 589—603.
Osborne G. L., Caul W. L., Vanstrum R. Avoidance differences between rats and gerbils. Animal Learning and Behavior, 1976, **4**, 151—159.
Papi F., Fiore L., Fiaschi V., Benvenutti S. An experiment for testing the hypothesis of olfactory navigation of homing pigeons. Journal of Comparative Physiology, 1973, **83**, 93—102.
Parker G. A. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. Biological Reviews, 1970, **45**, 525—567.
Parsons P. A. Male mating speed as a component of fitness in *Drosophila.* Behavior Genetics, 1974, **4**, 395—404.
Patterson D. J. Habituation in a protozoan *Vorticella convallaria.* Behaviour, 1973, **45**, 304—311.
Patterson I. J. Timing and spacing of broods in the black-headed gull *Larus ridibundus.* Ibis, 1965, **107**, 433—459.
Pavlov I. P. Conditioned reflexes: An investigation of the physiological activity of the cerebral cortex. Oxford: Oxford University Press, 1927. (Dover edition, New York, 1960, Trans. G. V. Anrep.)
Payne R. S., McVay S. Songs of humpback whales. Science, 1971, **173**, 587—597
Peeke H. V S., Herz M. J., Wyers E. J. Forward conditioning, backward conditioning, and pseudoconditioning sensitization in the earthworm (*Lumbricus terrestris*). Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1967, **64**, 534—536.
Peters J J., Isaacson R. L. Acquisition of active and passive responses in two breeds of chickens. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1963, **56**, 793—796.
Petersen B., Lundegren L., Wilson L. The development of flight capacity in the butterfly. Behaviour, 1956, **10**, 324—339.
Petersen M. R., Lyon D. D. An application of the species-specific defence reaction hypothesis. Psychological Record, 1975, **25**, 21—37.
Pfaff D. Nature of sex hormone effects on rat sexual behavior: Specificity of effects and individual patterns of response. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1970, **73**, 349—358.

Pfaff D., Lewis C., Diakow C., Keiner M. Neurophysiological analysis of mating behavior responses as hormone-sensitive reflexes. Progress in Physiological Psychology, 1973, **5**, 253—297.

Phillips R. E., Youngren O. M. Brain stimulation and species-typical behaviour: Activities evoked by electrical stimulation of the brains of chickens (*Gallus gallus*). Animal Behaviour, 1971, **19**, 757—779.

Phoenix C. H., Copenhaver K. H., Brenner R. M. Scanning electron microscopy of penile papillae in intact and castrated male rats. Hormones and Behavior, 1976, 7, 217—222.

Phoenix C. H., Goy R. W., Resko J. A. Psychosexual differentiation as a function of androgenic stimulation. In: M. Diamond (Ed.) Reproduction and sexual behavior. Bloomington, Ind.: Indiana University Press, 1968, pp. 33—49.

Pianka E. R. On r- and K-selection. American Naturalist, 1970, **104**, 592—597.

Pietras R. L., Moulton D. G. Hormonal influences on odor detection in rats: Changes associated with the estrous cycle, pseudopregnancy, ovariectomy, and administration of testosterone propionate. Physiology and Behavior, 1974, **12**, 475—491.

Pittendrigh C. Adaptation, natural selection, and behavior. In: A. Roe and G. G. Simpson (Eds.), Behavior and evolution. New Haven, Conn.: Yale University Press, 1958, pp. 390—416.

Porter K. P. Herpetology. Philadelphia: Saunders, 1972.

Powell R. W. Operant responding in the common crow (*Corvus brachyrhynchos*). Bulletin of the Psychonomic Society, 1973, **1**, 401—403.

Power H. W. Mountain bluebirds: Experimental evidence against altruism. Science 1975, **189**, 142—143.

Power H. W. Altruism in mountain bluebirds? Science, 1976, **191**, 809—810.

Powers J. B., Winans S. S. Sexual behavior in peripherally anosmic male hamsters. Physiology and Behavior, 1973, **10**, 361—368.

Powers J. B., Winans S. S. Vomeronasal organ: Critical role in mediating sexual behavior of the male hamster. Science, 1975, **187**, 961—963.

Premack D. Language in chimpanzee? Science, 1971, **172**, 808—822.

Price E. The effect of reproductive performance on the domestication of the prairie deermouse, *Peromyscus maniculatus bairdii*. Evolution, 1967, **211**, 762—770.

Price E. Differential reactivity of wild and semi-domestic deermice (*Peromyscus maniculatus*). Animal Behaviour, 1970, **18**, 747—752.

Price E. O. Novelty-induced self-food deprivation in wild and semi-domestic deermice (*Peromyscus maniculatus bairdii*). Behaviour, 1972, **41**, 91—104.

Price E. O. Some behavioral differences between wild and domestic Norway rats. Gnawing and platform jumping. Animal Learning and Behavior, 1973, **1**, 312—316.

Price E. O., Huck U. W. Open-field behavior of wild and domestic Norway rats. Animal Learning and Behavior, 1976, **4**, 125—130.

Price E. O., Loomis S. Maternal influence on the response of wild and domestic Norway rats to a novel environment. Developmental Psychobiol., 1973, **6**, 203—208.

Priestnall R. Effects of handling on maternal behavior in the mouse (*Mus musculus*). Animal Behaviour, 1973, **21**, 383—386.

Pryor K. The porpoise caper. Psychology Today, 1969, **3**(7), 46—49, 64.

Pryor K. W., Haag R., O'Reilly J. The creative porpoise: Training for novel behavior. Journal of the Experimental Analysis of Behavior, 1969, **12**, 653—661.

Puente A. E., Dewsbury D. A. Courtship and copulatory behavior of bottlenosed dolphins (*Tursiops truncatus*). Cetology, 1976, **21**, 1—9.

Quadagno D. M., Rockwell J. The effect of gonadal hormones in infancy on maternal behavior in the adult rat. Hormones and Behavior, 1972, **3**, 55—62.

Quadagno D. M., Shryne J., Anderson C., Gorski R. A. Influence of gonadal hormones on social, sexual, emergence and open field behaviour in the rat (*Rattus norvegicus*). Animal Behaviour, 1972, **20**, 732—740.

Quinn W G., Harris W. A., Benzer S. Conditioned behavior in *Drosophila melanogaster*. Proceedings of the National Academy of Sciences, U. S. A., 1974, **71**, 708—712.

Rabb G. B. Evolutionary aspects of the reproductive behavior of frogs. In: J. L. Vial (Ed.), Evolutionary biology of the Anurans. Columbia, Mo.: University of Missouri Press, 1973, pp. 213—227.
Rachlin H. Behavior and learning. San Francisco: Freeman, 1976.
Raisman G., Field P. M. Sexual dimorphism in the neuropil of the preoptic area of the rat and its dependence on neonatal androgen. Brain Research, 1973, **54**, 1—29.
Rajecki D. W Imprinting in precocial birds: Interpretation, evidence, and evaluation, Psychological Bulletin, 1973, **79**, 48—58.
Ralls K. Auditory sensitivity in mice: *Peromyscus* and *Mus musculus*. Animal Behaviour, 1967, **15**, 123—128.
Randall P. K., Campbell B. A., Ontogeny of behavioral arousal in rats: Effect of maternal and sibling presence. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1976, **90**, 453—459.
Ransom T. W., Ransom B. S. Adult male-infant relations among baboons (*Papio anubis*). Folia Primatologica, 1971, **16**, 179—195.
Ratner S. C., Gilpin A. R. Habituation and retention of habituation responses to air puff of normal and decerebrate earthworms. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1974, **86**, 911—918.
Ratner S. C., Miller K. R. Classical conditioning in earthworms, *Lumbricus terrestris*. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1959, **52**, 102—105.
Redican W K., Mitchell G. A longitudinal study of paternal behavior in adult rhesus monkeys. Developmental Psychology, 1973, **8**, 135—136.
Rensch B. Increase of learning capability with increase of brain-size, American Naturalist, 1956, **90**, 81—95.
Rensch B. The intelligence of elephants. Scientific American, 1957, **196**(2), 44—49.
Rescorla R. A. Pavlovian conditioning and its proper control procedures. Psychological Review, 1967, **74**, 71—80.
Resco J. A., Feder H. H., Goy R. W. Androgen concentrations in plasma and testis of developing rats. Journal of Endocrinology, 1968, **40**, 485—491.
Richards M. P. M. Infantile handling in rodents: A reassessment in the light of recent studies of maternal behavior. Animal Behaviour, 1966, **14**, 582.
Richter C. P. The use of the Norway rat for psychiatric research. Journal of Nervous and Psychiatric Disorders, 1949, **110**, 370—386.
Richter C. P. The effects of domestication and selection on the behavior of the Norway rat. Journal of the National Cancer Institute, 1954, **15**, 727—738.
Riesen A. H. Perception in comparative perspective. In: D. A. Dewsbury and D. A. Rethlingshafer (Eds.), Comparative psychology: A modern survey. New York: McGraw-Hill, 1973, pp. 395—426.
Roberts W. W., Steinberg M. L., Means L. W. Hypothalamic mechanisms for sexual, aggressive, and other motivational behaviors in the opossum, *Didelphis virginiana*. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1967, **64**, 1—15.
Robertson D. R. Social control of sex reversal in coral-reef fish. Science, 1972, **177**, 1007—1109.
Roeder K. D. Nerve cells and insect behavior. (Rev. Ed.) Cambridge, Mass.: Harvard University Press, 1967.
Roeder K. D. Episodes in insect brains. American Scientist, 1970, 58, 378—389.
Roeder K. D., Treat A. E. The detection and evasion of bats by moths. American Scientist, 1961, **49**, 135—148.
Romer A. S. The vertebrate body (3d ed.). Phyladelphia: Saunders, 1962.
Rose R. M., Holaday J. W., Bernstein I. S. Plasma testosteron, dominance rank and aggressive behavior in male rhesus monkeys. Nature, 1971, **231**, 366—368.
Rosenblatt J. S. Effects of experience on sexual behavior in male cats. In: F. A. Beach (Ed.), Sex and behavior. New York: Wiley, 1965, pp. 416—439.
Rosenblatt J. S. Nonhormonal basis of maternal behavior in the rat. Science, 1967, **156**, 1512—1514.
Rosenblatt J. S., Lehrman D. B. Maternal behavior in the laboratory rat. In: H. L. Rheingold (Ed.), Maternal behavior in mammals. New York: Wiley, 1963, pp. 8—57.

Rosenkoetter J. S., Boice R. Earthworm pheromones and T-maze performance. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1975, **88**, 904—910.
Rosenzweig M. R., Krech D., Bennett E. L., Diamond M. C. Modifying brain chemistry and anatomy by enrichment or impoverishment of experience. In: G. Newton, S. Levine (Eds.), Early experience and behavior. The psychobiology of development, Springfield, Ill.: Charles C. Thomas, 1968, pp. 258—298.
Rosezweig M. R., Leiman A. L. Brain functions. Annual Review of Psychology, 1968, **19**, 55—98.
Ross S., Sawin P. B., Zarrow M. X., Denenberg V. H. Maternal behavior in the rabbit. In: H. L. Rheigold (Ed.), Maternal behavior in mammals. New York: Wiley, 1963, pp. 94—121.
Rothenbuhler W C. Genetic and evolutionary considerations of social behavior of honey bees and some related insects. In: J. Hirsch (Ed.), Behavior-genetic analysis. New York: McGraw-Hill, 1967, pp. 61—106.
Rovner J. S. Copulatory pattern supports generic placement of *Scizocosa avida* (Walckenaer) (Araneae: Lycosidae). Psyche, 1973, **80**, 245—248.
Rowell T. The social behavior of monkeys. Middlesex, England: Penguin, 1972.
Rozin P., Kalat J. W. Specific hungers and poison avoidance as adaptive specializations of learning. Psychological Review, 1971, **78**, 459—486.
Rudegeair T. J. The reproductive behavior and ecology of the white ibis (*Eudocimus albus*). Doctoral dissertation, University of Florida, 1975.
Rumbaugh D. M. The learning and sensory capacities of the squirrel monkey in phylogenetic perspective. In: L. A. Rosenblum, R. W. Cooper (Eds.), The squirrel monkey. New York: Academic Press, 1968, pp. 255—317.
Rumbaugh D. M., Gill T. V. Language and the aquisition of language-type skills by a chimpanzee (*Pan*). Annals of the New York Academy of Sciences, 1976, **270**, 90—123.
Rumbaugh D. M., Steinmetz G. T. Discrimination reversal skills of the lowland gorilla (*Gorilla g. gorilla*) Folia Primatologica, 1971, **16**, 144—152.
Rusak B., Zucker I. Biological rhythms and animal behavior. Annual Review of Psychology, 1975, **26**, 137—171.
Russel E. M., Pearce G. A. Exploration of novel objects by marsupials. Behaviour, 1971, **40**, 312—322.
Russel P. A. «Infantile stimulation» in rodents: A consideration of possible mechanisms. Psychological Bulletin, 1971, **75**, 192—202.
Russo F., Caldwell W. E. Biomagnetic phenomena: Some implications for the behavioral and neurophysiological sciences. Genetic Psychology Monographs, 1971, **84**, 177—243.
Sachs B. D. Photoperiodic control of reproductive behavior and physiology of the male Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*). Hormones and Behavior, 1969, **1**, 7—24.
Sadleir R. M. The ecology and reproduction in wild and domestic mammals. London: Methuen, 1969.
Sales G. D. Ultrasound and mating behavior in rodents with some observations on other behavioral situations. Journal of Zoology, 1972, **168**, 149—164.
Salis P. J., Dewsbury D. A. *p*-Chlorophenylalanine facilitates copulatory behavior in male rats. Nature, 1971, **232**, 400—401.
Sanders G. D. The cephalopods. In: W. C. Corning, J. A. Dyal, A. O. D. Willows (Eds.), Invertebrate learning: Vol. 3. Cephalopods and echinoderms. New York: Plenum, 1975, pp. 1—101.
Sauer F. G. Die Sternorientierung nächtlich ziehender Grasmücken (*Sylvia atricapilla borin* und *curruca*). Zeitschrift für Tierpsychologie, 1957, **14**, 29—70.
Schaefer T Some methodological implications of the research on «early handling» in the rat. In: G. Newton, S. Levine (Eds.). Early experience and behavior: The psychobiology of development. Springfield, Ill: Charles C. Thomas, 1968, pp. 102—141.
Schein M. W On the irreversibility of imprinting. Zeitschrift für Tierpsychologie, 1963, **20**, 462—467.

Schlesinger K., Boggan W. O., Freedman D. X. Genetics of audiogenic seizures: III. Time response relationships between drug administration and seizure susceptibility. Life Sciences, 1970, **9**, 721—729.
Schmidt-Koenig K. Current problems in bird orientation. Advances in the Study of Behavior, 1965, **1**, 217—278.
Schneider D. The sex-attractant receptor of moths. Scientific American, 1974, **231** (1), 28—35.
Schneiderman N., Fuentes I., Gormezano I. Acquisition and extinction of the classically conditioned eyelid response in the albino rabbit. Science, 1962, **136**, 650—652.
Schneiderman N., Gormezano I. Conditioning of the nictitating membrane of the rabbit as a function of CS—US interval. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1964, **57**, 188—195.
Schneirla T. C. Ant learning as a problem in comparative psychology. In: P. L. Harriman (Ed.), Twentieth century psychology. New-York: Philosophical Library, 1946, pp. 276—305.
Schneirla T. C. Interrelationships of the «innate» and the «acquired» in instinctive behavior. In: P. P. Grassé (Ed.), L'instinct dans le comportement des animaux et de l'homme. Paris: Masson, 1956, pp. 387—452.
Schneirla T. C. Theoretical considerations of cyclic processes in doryline ants. Proceedings of the American Philosophical Society, 1957, **101**, 106—133.
Schneirla T. C., Rosenblatt J. S., Toback E. Maternal behavior in the cat. In: H. L. Rheingold (Ed.), Maternal behavior in mammals. New York: Wiley, 1963, pp. 122—168.
Scholz A. T., Horall R. M., Cooper J. C., Hasler A. D. Imprinting to chemical cues: The basis for home stream selection in salmon. Science, 1976, **192**, 1247—1249.
Schusterman R. J., Balliet R. F. Conditioned vocalizations as a technique for determining visual acuity thresholds in sea lions. Science, 1970, **169**, 498—501.
Scott J. P. The organization of comparative psychology, Annals of the New York Academy of Sciences, 1973, **223**, 7—40.
Scott J. P., Fuller J. L. Genetics and the social behavior of the dog. Chicago: University of Chicago Press, 1965.
Scott J. P., McCray C. Allelomimetic behavior in dogs: Negative effects of competition on social facilitation. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1967, **63**, 316—319.
Scudder G. G. E. Species concepts and speciation. Canadian Journal of Zoology, 1974, **52**, 1121—1134.
Searle L. V. The organization of hereditary maze-brightness and maze-dullness. Genetic Psychology Monographs, 1949, **39**, 279—325.
Sebeok T. A. Animal communication. Science, 1965, **147**, 1006—1014.
Seghers B. H. Schooling behavior in the guppy (*Poecilia reticulata*): An evolutionary response to predation. Evolution, 1974, **28**, 486—489.
Selander R. K. Sexual selection and dimorphism in birds. In: B. G. Campbell (Ed.), Sexual selection and the descent of man, 1871—1971. Chicago: Aldine, 1972, pp. 180—230.
Selander R. K., Kaufman D. W. Genic variability and strategies of adaptation in animals. Proceedings of the National Academy of Sciences, U. S. A., 1973, **70**, 1875—1877.
Selander R. K., Smith M. H., Yang S. Y., Johnson W. E., Gentry J. B. Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus:* I. Variation in the old-field mouse (*Peromyscus polionotus*). Studies in Genetics, 1971, **6**, 49—90.
Seligman M. E. P. Control group and conditioning: A comment on operationism. Psychological Review, 1969, **76**, 484—491.
Seligman M. E. P. On the generality of the laws of learning. Psychological Review, 1970, **77**, 406—418.
Seligman M. E. P. Reply to Malone Psychological Review, 1973, **80**, 306.
Seligman M. E. P., Hager J. L. (Eds.) Biological boundaries of learning. New York: Appleton Century Crofts, 1972.

Sevenster P. Motivation and learning in sticklebacks. In: D. Ingle (Ed.), The central nervous system and fish behavior. Chicago: University of Chicago Press, 1968, pp. 233—245.
Shaw E. Schooling in fishes: Critique and review. In: L. R. Aronson, J. S. Rosenblatt (Eds.), Development and evolution of behavior. San Francisco: Freeman, 1970.
Sheen F. J. Peace of soul. New York: McGraw-Hill, 1949.
Shettleworth S. J. Constraints on learning. Advances in the Study of Behavior, 1972, **4**, 1—68.
Shettleworth S. J. Reinforcement and the organization of behavior in golden hamsters: Hunger, environment and food reinforcement. Journal of Experimental Psychology, Animal Behavior Processes, 1975, **104**, 56—87.
Shumake S. A., Caudill C. J. Operant conditioning of licking in vampire bats, *Desmodus rotundus.* Behavior Research Methods and Instrumentation, 1974, **6**, 464—470.
Sidman M. Avoidance conditioning with brief shock and no exteroceptive warning signal. Science, 1953, **118**, 157—158.
Siegel R. K., Jarvick M. E. Learning in the land snail (*Helix aspersa* Muller). Bulletin of the Psychonomic Society, 1974, **4**, 467—478.
Silver R., Reboulleau C., Lehrman D. S., Feder H. H. Radioimmunoassay of plasma progesterone during the reproductive cycle of male and female ring doves (*Streptopelia risoria*). Endocrinology, 1974, **94**, 1547—1554.
Simmons J. A., Howell D. J., Suga N. Information content of bat sonar echoes. American Scientist, 1975, **63**, 204—215.
Simpson K. B., May D. Some effects of the oestrus cycle in the female rat. Journal of the Institute of Animal Technicians, 1973, **24**, 25—29.
Singh S. D. Urban monkeys. Scientific American, 1969, **221** (1), 108—115.
Skinner B. F. The behavior of organisms: An experimental analysis. New York: Appleton Century Crofts, 1938.
Skinner B. F. Are theories of learning necessary? Psychological Review, 1950, **57**, 193—216.
Skinner B. F. Science and human Behavior. New York: Macmillan, 1953.
Skinner B. F. A case history in the scientific method. American Psychologist, 1956, **11**, 221—233.
Sloan L. R., Latane B. Social deprivation and stimulus satiation in the albino rat. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1974, **87**, 1148—1156.
Slotnick B. M.. Katz H. M. Olfactory learning-set formation in rats. Science, 1974, **185**, 796—798.
Sluckin W. Imprinting in guinea-pigs. Nature, 1968, **220**, 1148.
Smith E. A. Adoptive suckling in the grey seal. Nature, 1968, **217**, 762—763.
Smith L. T. The interanimal transfer phenomenon: A review. Psychological Bulletin, 1974, **81**, 1078—1095.
Smith N. Effects of interpolated learning on the retention of an escape response in rats as a function of age. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1968, **65**, 422—426.
Smith R. H. Wildness and domestication in *Mus musculus:* A behavioral analysis. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1972, **79**, 22—29.
Smith R. H., Connor J. L. The inheritance of behavioral wildness in house mice (*Mus musculus* L.). Animal Learning and Behavior, 1974, **22**, 249—258.
Smith W. J. Messages of vertebrate communication. Science, 1969, **165**, 145—150.
Smith W. J., Smith S. L., Oppenheimer E. C., de Villa J. G., Ulmer F. A. Behavior of a captive population of black-tailed prairie dogs: annual cycle of social behaviour, 1973, **46**, 189—220.
Snodgrass R. E. Principles of insect morphology. New York: McGraw-Hill, 1935.
Snyder F. Toward an evolutionary theory of dreaming. American Journal of Psychiatry, 1966, **123**, 121—136.
Snyder L. H. The inheritance of taste deficiency in man. Ohio Journal of Science, 1932, **32**, 436—440.

Sodetz F. J., Bunnel B. N. Septal ablation and the social behavior of the golden hamster. Physiology and Behavior, 1970, **5**, 79—88.
Southern H. N. Mimicry in cuckoo's eggs. In: J. Huxley, A. C. Hardy, E. B. Ford (Eds.), Evolution as a process. New York: Macmillan, 1954. (Collier edition, 1963, 257—270.)
Southwick C. H. Effects of maternal environment on aggressive behavior of inbred mice. Communications in Behavioral Biology, 1968, **1**, 129—132.
Southwick C. H., Beg M. A., Siddiqi M. F. Rhesus monkeys in North India. In: I. De Vore (Ed.), Primate behavior: Field studies of monkeys and apes. New York: Holt 1965, pp. 111—159.
Southwick C. H., Clark L. H. Interstrain differences in aggressive behavior and exploratory activity of inbred mice. Communications in Behavioral Biology, 1968, **1**, 49—59.
Southwick C. H., Siddiqi M. F. Contrasts in primate social behavior. Bioscience, 1974, **24**, 398—406.
Spalding D. A. Instinct with original observations on young animals. Macmillan's Magazine, 1873, **27**, 283—293 (Reprinted in British Journal of Animal Behaviour, 1954, **2**, 2—11.)
Spence K. W. Behavior theory and conditioning. New Haven: Yale University Press, 1956.
Sperry R. W. How a developing brain gets itself properly wired for adaptive function. In: E. Tobach, I. R. Aronson, E. Shaw (Eds.), The biopsychology of development. New York: Academic Press, 1971, pp. 27—44.
Spiegel R., Price E., Huck U. W. Differential vulnerability of wild, domestic and hybrid Norway rats to predation by great-horned owls. Journal of Mammalogy, 1974, **55**, 336—392.
Spieth H. T. Courtship behavior in *Drosophila*. Annual Review of Entomology, 1974, **19**, 385—405.
Sprott B. L., Staats J. Behavioral studies using genetically defined mice — a bibliography. Behavior Genetics, 1975, **5**, 27—82.
Staats J. The laboratory mouse. In: E. L. Green (Ed.), Biology of the laboratory mouse. New York: McGraw-Hill, 1966.
Staddon J. E. R., Simmelhag V. L. The «superstition» experiment: A reexamination of its implications for the principles of adaptive behavior. Psychological Review, 1971, **78**, 3—43.
Stanley S. M. Clades versus clones in evolution: Why we have sex. Science, 1975, **190**, 382—383.
Stanley W. C. Feeding behavior and learning in neonatal dogs. In: J. F. Bosma (Ed.), Second Symposium on oral sensation and perception. Springfield, Ill.: Charles C. Thomas, 1970, pp. 242—290.
Stanley W. C., Bacon W. E., Fehr C. Discriminated instrumental learning in neonatal dogs. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1970, **70**, 335—343.
Stasik J. H. Inheritance of T-maze learning in mice. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1970, **71**, 251—257.
Stehn R. A., Richmond M. E. Male-induced pregnancy termination in the prairie vole, *Microtus ochrogaster*. Science, 1975, **187**, 1211—1213.
Stephan H., Andy O. J. Quantitative comparative neuroanatomy of primates: An attempt at phylogenetic interpretation. Annales of the New York Academy of Sciences, 1969, **167**, 370—387.
Stephens G. J., McGaugh J. L. Biological factors related to learning in the land snail *Helix aspersa* Muller. Animal Behaviour, 1972, **20**, 309—315.
Stern J. J., Murphy M. The effects of thyroxine and estradiole benzoate on wheel running activity in female rats. Physiology and Behaviour, 1972, **9**, 79—82.
Stewart J., Skvarenina A., Pottier J. Effects of neonatal androgens on open-field behavior and maze learning in the prepubescent and adult rat. Physiology and Behavior, 1975, **14**, 291—295.
Stone C. P (Ed.) Comparative psychology. (3d Ed.) New York: Prentice-Hall, 1951.

Sutherland N. S. Discrimination of horizontal and vertical events by *Octopus*. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1961, **54**, 43—48.
Sutherland N. S. Visual discrimination of shape by *Octopus:* Squares and crosses. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1962, **55**, 939—943.
Swanson H. H. Alteration of sex-typical behavior of hamsters in open field and emergence tests by neonatal administration of androgen or oestrogen. Animal Behaviour, 1967, **15**, 209—216.
Tagliamonte A., Tagliamonte P., Gessa G. L., Brodie B. B. Compulsive sexual activity induced by *p*-chlorophenylalanine in normal and pinealectomized male rats. Science, 1969, **166**, 1433—1435.
Tapp J. T., Markowitz H. Infant handling: Effects on avoidance learning, brain weight, and cholinesterase activity. Science, 1963, **140**, 486—487.
Tardif G. N., Murnik M. R. Frequency-dependent sexual selection among wild-type strains of *Drosophila melanogaster*. Behavior Genetics, 1975, **5**, 373—379.
Tarpy R. M. Basic principles of learning. Glenview Ill.: Scott, Foresman, 1975.
Teitelbaum P., Epstein A. N. The lateral hypothalamic syndrome: Recovery of feeding and drinking after lateral hypothalamic lesions. Psychological Review, 1962, **69**, 74—90.
Teleki G. The omnivorous chimpanzee. Scientific American, 1973a, **228**(1), 32—42.
Teleki G. The predatory behavior of wild chimpanzees. Lewisburg, Pa.: Bucknell University Press, 1973b.
Terkel J., Rosenblatt J. S. Aspects of nonhormonal maternal behavior in the rat. Hormones and Behavior, 1971, **2**, 161—171.
Terkel J., Rosenblatt J. S. Humoral factors underlying maternal behavior at parturition: Cross transfusion between freely moving rats. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1972, **80**, 365—371.
Thiessen D. D. Reply to Wilcock on gene action and behavior. Psychological Bulletin, 1971, **75**, 103—105.
Thiessen D. D. Gene organization and behavior. New York: Random House, 1972.
Thiessen D. D. Footholds for survival. American Scientist, 1973, **61**, 346—351.
Thiessen D. D., Lindzey G., Blum S., Tucker A., Friend H. C. Visual behavior of the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). Psychonomic Science, 1968, **11**, 23—24.
Thiessen D. D., Rice M. Mammalian scent gland marking and social behavior. Psychological Bulletin, 1976, **83**, 505—539.
Thiessen D. D., Rodgers D. A. Population density and endocrine functions. Psychological Bulletin, 1961, **58**, 441—451.
Thoman E. B., Arnold W. J. Effects of incubator rearing with social deprivation on maternal behavior in rats. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1968, **65**, 441—446.
Thoman E. B., Levine S. Hormonal and behavioral changes in the rat mother as a function of early experience treatments of the offspring. Physiology and Behavior, 1970, **5**, 1417—1421.
Thompson M. L., Edwards D. A. Experiential and strain determinants of the estrogen-progesterone induction of sexual receptivity in spayed female mice. Hormones and Behavior, 1971, **2**, 299—305.
Thompson R., McConnel J. V. Classical conditioning in the planarian, *Dugesia dorotocephala*. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1955, **48**, 65—68.
Thompson R. F. The search for the engram. American Psychologist, 1976, **31**, 209—227.
Thompson R. F., Patterson M. M., Teyler T. J. The neurophysiology of learning. Annual Review of Psychology, 1972, **23**, 73—104.
Thompson R. F., Spencer W. A. Habituation: A model phenomenon for the study of neuronal substrates of behavior. Psychological Review, 1966, **73**, 16—43.
Thompson T. Operant and classically-conditioned aggressive behavior in Siamese fighting fish. American Zoologist, 1966, **6**, 629—641.
Thompson W. R. The inheritance of behavior: Behavioral differences in fifteen mouse strains. Canadian Journal of Psychology, 1953, **7**, 145—155.

Thompson W. R. The inheritance and development of intelligence. Proceedings of the Association for Research on Nervous and Mental Diseases, 1954, **33**, 209—231.

Thompson W. R. Influence of prenatal maternal anxiety on emotionality in young rats. Science, 1957, **125**, 698—699.

Thompson W. R., Heron W. The effects of restricting early experience on the problem-solving capacity of dogs. Canadian Journal of Psychology, 1954, **8**, 17—31.

Thorndike E. L. Animal intelligence. New York: Macmillan, 1911.

Thornhill R. Sexual selection and paternal investment in insects. American Naturalist, 1976, **110**, 153—163.

Thorpe W. H. Learning and instinct in animals. (2d ed.) Cambridge, Mass.: Harvard University Press, 1963.

Tinbergen L. The natural control of insects in pinewoods I. Factors influencing the intensity of predation by songbirds. Archives Neerlandaises de Zoologie, 1960, **13**, 265—343.

Tinbergen N. The study of instinct. Oxford: Oxford University Press, 1951.

Tinbergen N. The curious behavior of the stickleback. Scientific American, 1952a, **187**(12), 22—26.

Tinbergen N. «Derived» activities; their causation, biological significance, origin and emancipation during evolution. Quarterly Review of Biology, 1952b, **27**, 1—32.

Tinbergen N. Comparative studies of the behaviour of gulls (*Laridae*): A progress report. Behaviour, 1959, **15**, 1—70.

Tinbergen N. On aims and methods of ethology. Zeitschrift für Tierpsychologie, 1963a, **20**, 410—429.

Tinbergen N. The shell menace. Natural History, 1963b, **72**, 28—35.

Tinbergen N. Animal behavior. New York: Time, Inc., 1965a.

Tinbergen N. Some recent studies of the evolution of sexual behavior. In: F. A. Beach (Ed.), Sex and behavior. New York: Wiley, 1965b, pp. 1—33.

Tinbergen N., Broekhuysen F., Feekes F., Houghton C. W., Kruuk H., Szulc E. Egg shell removal by the black-headed gull, *Larus ridibundus L.*: A behaviour component of camouflage. Behaviour, 1963, **19**, 74—117.

Tinbergen N., Impekoven M., Frank D. An experiment on spacing-out as a defence against predation. Behaviour, 1967, **28**, 307—321.

Tinbergen N., Kruuk H., Paillette M., Stamm R. How do black-headed gulls distinguish between eggs and egg shells? British Birds, 1962, **55**, 120—129.

Tinbergen N., Perdeck A. C. On the stimulus situation releasing the begging response in the newly hatched herring gull chick (*Larus argentatus argentatus* Pont.). Behaviour, 1950, **3**, 1—39.

Tolman C. W., Wilson G. F. Social feeding in domestic chicks. Animal Behaviour, 1965, **13**, 134—142.

Tolman E. C. The inheritance of maze-learning ability in rats. Journal of Comparative Psychology, 1924, **4**, 1—18.

Trivers R. L. The evolution of reciprocal altruism. Quarterly Review of Biology, 1971, **46**, 35—57.

Trivers R. L. Parental investment and sexual selection. In: B. G. Campbell (Ed.), Sexual selection and the descent of man, 1871—1971. Chicago: Aldine, 1972, pp. 136—179.

Trivers R. L. Parent-offspring conflict. American Zoologist, 1974, **14**, 249—264.

Trivers R. L., Hare H. Haplodiploidy and the evolution of the social insects. Science, 1976, **191**, 249—263.

Trivers R. L., Willard D. E. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. Science, 1973, **179**, 90—92.

Tryon R. C. Genetic differences in maze-learning ability in rats. Thirty-ninth yearbook of the National Society for the Study of Education. Bloomington, Ill.: Public School Publishing, 1940, pp. 111—119.

Turner C. D., Bagnara J. T. General endocrinology. (5th ed.) Philadelphia: Saunders, 1971.

Tyler P. A., McClearn G. E. A quantitative genetic analysis of runway learning in mice. Behavior Genetics, 1970, **1**, 57—69.

Udry J. R., Morris N. M. Distribution of coitus in the menstrual cycle. Nature, 1968, **220**, 593—596.

Udvary M. D. F. Mammalian evolution: Is it due to social subordination? Science, 1970, **170**, 344—345.

Ulagaraj S. M., Walker T. J. Phonotaxis of crickets in flight: Attraction of male and female crickets to male calling songs. Science, 1973, **182**, 1278—1279.

Ungar G., Desiderio D. M., Parr W. Isolation, identification and synthesis of a specific-behavior-inducing brain peptide. Nature, 1972, **238**, 198—202.

Vale J. R., Ray D. A diallel analysis of male mouse sex behavior. Behavior Genetics, 1972, **2**, 199—209.

Vale J. R., Ray D., Vale C. A. The interaction of genotype and exogenous neonatal androgen: Agonistic behavior in female mice. Behavioral Biology, 1972, **7**, 321—334.

Vale J. R., Vale C. A. Individual differences and general laws in psychology: A reconciliation. American Psychologist, 1969, **24**, 1093—1108.

Valenstein E. S., Riss W., Young W. C. Experiential and genetic factors in the organization of sexual behavior in male guinea pigs. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1955, **48**, 397—403.

van Bergeijk W. A. Anticipatory feeding behavior in the bullfrog (*Rana catesbiana*). Animal Behaviour, 1967, **15**, 231—238.

Vandenbergh J. G. Male odor accelerates female sexual maturation in mice. Endocrinology, 1969, **84**, 658—660.

Vandenbergh J. G. The influence of the social environment on sexual maturation in male mice. Journal of Reproduction and Fertility, 1971a, **24**, 383—390.

Vandenbergh J. G. The effects of gonadal hormones on the aggressive behaviour of adult golden hamsters (*Mesocricetus auratus*). Animal Behaviour, 1971b, **19**, 589—594.

Vandenbergh J. G., Drickamer L. C. Reproductive coordination among free-ranging rhesus monkeys. Physiology and Behavior, 1974, **13**, 373—376.

van der Lee S., Boot L. M. Spontaneous pseudopregnancy in mice. Acta Physiologica et Pharmacologica Neerlandica, 1955, **4**, 442—444.

van Kreveld D. A. Selective review of dominance-subordination relations in animals. Genetic Psychology Monographs, 1970, **81**, 143—173.

van Lawick-Goodall J. My friends the wild chimpanzees. Washington: National Geographic Society, 1967.

van Oortmerssen G. A. Biological significance, genetics and evolutionary origin of variability in behavior within and between inbred strains of mice (*Mus musculus*): A behavior genetic study. Behaviour, 1970, **38**, 1—92.

Verner J., Willson M. F. The influence of habitats on the mating systems of North American passerine birds. Ecology, 1966, **47**, 143—147.

Verplanck W S. A glossary of some terms used in the objective study of behavior. Psychological Review, 1957, **64** (Suppl.), 1—42.

Vestal B. M., King J. A. Relationship of aye opening to first optokinetic response in deermice (*Peromyscus*). Developmental Psychobiology, 1968, **1**, 30—34.

von Frisch K. Bees: Their vision, chemical senses and language. (1st ed.) Ithaca, N. Y.: Cornell University Press, 1950.

von Frisch K. Bees: Their vision, chemical senses, and language. (2d ed.) Ithaca, N. Y.: Cornell University Press, 1971.

von Holst E., von St. Paul U. Electrically controlled behavior. Scientific American, 1962, **206** (3), 50—59.

von Holst E., von St. Paul U. On the functional organization of drives. Animal Behaviour, 1963, **11**, 1—20.

von Uexküll J. A. A stroll through the world of animals and men: A picture book of invisible worlds. Berlin: Springer, 1934. (Trans. C. H. Schiller in C. H. Schiller ed., Instinctive Behavior: The development of a modern concept. New York: International Universities Press, 1957.)

Voronin L. G. Some results of comparative-physiological investigations of higher nervous activity. Psychological Bulletin, 1962, **59**, 161—195.

Wade G. N. Sex hormones, regulatory behaviors, and body weight. Advances in the Study of Behavior, 1976, **6**, 201—279.

Wahlsten D. Genetic experiments with animal learning: A critical review. Behavioral Biology, 1972, **7**, 143—182.

Walcott C. The homing of pigeons. American Scientist, 1974, **62**, 542—552.

Waldbillig R. J. Attack, eating, drinking, and gnawing elicited by electrical stimulation of rat mesencephalon and pons. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1975, **89**, 200—212.

Walk R. D. The study of visual depth and distance perception in animals. Advances in the Study of Behavior, 1965, **1**, 99—154.

Walker E. L. Psychological complexity as a basis for a theory of motivation and choice. Nebraska Symposium on Motivation, 1964, **7**, 47—95.

Walsh R. H., Cummins R. A. The open-field test: A critical review. Psychological Bulletin, 1976, **83**, 482—504.

Wang G. H. Relationship between «spontaneous» activity and estrous cycle in the white rat. Comparative Psychology Monographys, 1923, **2**(6), 1—27.

Ward I. L. Prenatal stress feminizes and demasculinizes the behavior of males. Science, 1972, **175**, 82—84.

Warden C. J. The historical development of comparative psychology. Psychological Review, 1927, **34**, 57—85, 135—168.

Warden C. J., Jenkins T. N., Warner L. H. Introduction to comparative psychology. New York: Ronald, 1934.

Warner R. R., Robertson D. R., Leigh E. G., Jr. Sex change and sexual selection. Science, 1975, **190**, 633—638.

Warren J. M. Solution of object and positional discriminations by rhesus monkeys. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1959, **52**, 92—93.

Warren J. M. Primate learning in comparative perspective In: A. M. Schrier, H. F. Harlow, F. Stollnitz (Eds.), Behavior of nonhuman primates: Modern research trends. Vol. 1. New York: Academic Press, 1965a, pp. 249—281.

Warren J. M. Comparative psychology of learning. Annual Review of Psychology, 1965b, **16**, 95—118.

Warren J. M. Evolution, behavior and the prefrontal cortex. Acta Neurobiologica Experimental, 1972, **32**, 581—593.

Warren J. M. Learning in vertebrates. In: D. A. Dewsbury, D. A. Rethlingshafer (Eds.), Comparative psychology: A modern survey. New York: McGraw-Hill, 1973, pp. 471—509.

Wasman M., Flynn J. P. Directed attack elicited from hypothalamus. Archives of Neurology, 1962, **6**, 220—227.

Waters R. H. Historical background of comparative psychology. In: C. P. Stone (Ed.) Comparative psychology. (3th ed.) New York: Prentice-Hall, 1951.

Watson J. B. Behaviorism. (2d ed.) Chicago: University of Chicago Press, 1930.

Watson J. B., Lashley K. S. An historical and experimental study of homing. Carnegie Institution Publications, 1915, **7**(211), 61—83.

Wayner M. J., Carey R. J. Basic drives. Annual Review of Psychology, 1973, **24**, 53—80.

Webb W. B. Sleep: An experimental approach. New York: Macmillan, 1968.

Webb W. B. Sleep as an adaptive response. Perceptual and Motor Skills, 1974a, **38**, 1023—1027.

Webb W. B. The adaptive functions of sleep patterns. In: P. Levine, W. P. Koella (Eds.), Sleep 1974; Basel: S. Karger, 1974b, pp. 14—19.

Wecker S. C. Habitat selection. Scientific American, 1964, **211**(4), 109—116.

Weisz J., Gunsalus P. Estrogen levels in immature female rats: True or spurious — ovarian or adrenal? Endocrinology, 1973, **93**, 1057—1065.

Welch B. L., Welch A. S. Some aspects of brain biochemistry correlated with general nervous reactivity and aggressiveness. In: C. H. Southwick (Ed.), Animal aggression: Selected readings. New York: Van Nostrand-Reinhold, 1970.

Wells M. J. What the octopus makes of it: Our world from another point of view. American Scientist, 1961, **49**, 215—227.
Wells M. J. Learning and movement in octopuses. Animal Behaviour, 1965, Suppl. 1, 115—128.
Wells P. H., Wenner A. M. Do honey bees have a language? Nature, 1973, **241**, 171—175.
Wenner A. M. Sound production during the waggle dance of the honeybee. Animal Behaviour, 1962, **10**, 79—95.
Wenner A. M. Information transfer in honey bees: A population approach. In: L. Krames, P. Pliner and T. Alloway, (Eds.), Nonverbal communication. New York: Plenum, 1974, pp. 133—189.
Wenner A. M., Johnson D. L. Simple conditioning in honey bees. Animal Behaviour, 1966, **14**, 149—155.
West Eberhard M. J. The evolution of social behavior by kin selection. Quarterly Review of Biology, 1975, **50**, 1—33.
Westerman R. A. Somatic inheritance of habituation of responses to light in planarians. Science, 1963, **140**, 676—677.
Whalen R. E. The concept of instinct. In: J. L. McGaugh (Ed.), Psychobiology. New York: Academic Press, 1971, pp. 53—72.
Whalen R. E., Edwards D. A. Hormonal determinants of the development of masculine and feminine rats. Anatomical Record, 1967, **157**, 173—180.
Whalen R. E., Luttge W. G. Testosterone, androstenedion and dihydrotestosterone: Effects on mating behavior of male rats. Hormones and Behavior, 1971, 2, 117—125.
Whitney G. D. Vocalization of mice: A single unit effect. Journal of Heredity, 1969, **60**, 337—340.
Whitney G. D. Vocalization of mice influenced by a single gene in a heterogeneous population. Behavior Genetics, 1973, **3**, 57—64.
Whitten W. K. Modification of the estrous cycle of the mouse by external stimuli associated with the male. Journal of Endocrinology, 1956, **13**, 399—404.
Wickler W. The sexual code: The social behavior of animals and men. Garden City, N. Y.: Doubleday, 1972.
Wickler W. Ethological analysis of convergent adaptation. Annals of the New York Academy of Sciences, 1973, **223**, 65—69.
Wilcock J. Gene action and behavior: An evaluation of major gene pleiotropism. Psychological Bulletin, 1969, **72**, 1—29.
Wilcoxon H. C., Dragoin W. B., Kral P. A. Illness induced aversions in rat and quail: Relative salience of visual and gustatory cues. Science, 1971, **171**, 826—828.
Wiley R. H. Territoriality and non-random mating in sage grouse, *Centrocercus urophasianus*. Animal Behaviour Monographs, 1973, **6**, 85—169.
Williams D. R., Williams H. Auto-maintenance in the pigeon: Sustained pecking despite contingent non-reinforcement. Journal of the Experimental Analysis of Behavior, 1969, **12**, 511—520.
Williams G. C. Adaptation and natural selection: A critique of some current evolutionary thought. Princeton N. J.: Princeton University Press, 1966.
Williams G. C. (Ed.) Group selection. Chicago: Aldine-Atherton, 1971.
Williams H. L., Holloway F. A., Griffiths W. J. Physiological psychology: Sleep. Annual Review of Psychology, 1973, **24**, 279—316.
Wilson D. M. Central nervous mechanisms for the generation of rhythmic behavior in arthropods. Symposium of the Society for Experimental Biology, 1966, **20**, 199—228.
Wilson D. M. The flight-control system of the locust. Scientific American, 1968, **218**(5), 83—90.
Wilson E. O. Chemical communication in the social insects. Science, 1965, **149**, 1064—1071.
Wilson E. O. The insect societies. Cambridge, Mass.: Harvard University Press, 1971.

Wilson E. O. On the queerness of social evolution. Bulletin of the Entomological Society of America, 1972, **19**, 20—22.
Wilson E. O. Sociobiology: The new synthesis. Cambridge, Mass.: Harvard University Press, 1975.
Wilson J. R., Adler N., LeBoeuf B. The effects of intromission frequency on successful pregnancy in the female rat. Proceedings of the National Academy of Scienses, U. S. A., 1965, **53**, 1392—1395.
Wilson P. D., Riesen A. H. Visual development in rhesus monkeys neonatally deprived of patterned light. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1966, **61**, 87—95.
Wilson R. C., Vacek T., Lanier D. L., Dewsbury D. A. Open-field behavior in muroid rodents. Behavioral Biology, 1976, **17**, 495—506.
Wimer R. E., Wimer C. C., Roderick T. H. Genetic variability in forebrain structures between inbred strains of mice. Brain Research, 1969, **16**, 257—264.
Winston H., Lindzey G., Connor J. Albinism and avoidance learning in mice. Journal of Comparative and Physiological Psychology, 1967, **63**, 77—81.
Wolff P. H. Sucking patterns of infant mammals. Brain, Behavior and Evolution, 1968, **1**, 354—367.
Wood D. C. Stimulus specific habituation in a protozoan. Physiology and Behavior, 1973, **11**, 349—354.
Woodard W. T., Bitterman M. E. Further experiments on probability learning in goldfish. Animal Learning and Behavior, 1973, **1**, 25—28.
Woody C. D., Black-Cleworth P. Differences in excitability of cortical neurons as a function of motor projection in conditioned cats. Journal of Neurophysiology, 1973, **36**, 1104—1116.
Woolfenden G. E. Nesting and survival in a population of Florida scrub jays. Living Bird, 1973, **12**, 25—49.
Woolfenden G. E. Florida scrub jay helpers at the nest. Auk, 1975, **92**, 1—15.
Wright J. W., Meyer M. E. A new technique for measuring thermoregulatory behavior in the rat. Journal of Experimental Analysis of Behavior, 1969, **12**, 999—1002.
Wynne-Edwards V. C. Animal dispersion in relation to social behaviour. New York: Hafner, 1962.
Yahr P., Thissen D. D., Steroid regulation of territorial scent marking in the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). Hormones and Behavior, 1972, **3**, 359—368.
Yanai J., McClearn G. E. Assortative mating in mice: 1. Female mating preference. Behavior Genetics, 1972, 2, 173—183.
Yaremko R. M., Jette J., Utter W. Further study of avoidance conditioning in toads. Bulletin of the Psychonomic Society, 1974, **3**, 340—342.
Yeatman F. R., Hirsch J. Attempted replication of, and selective breeding for, instrumental conditioning of *Drosophila melanogaster*. Animal Behaviour, 1971, **19**, 454—462.
Yerkes R. M. The intelligence of earthworms. Journal of Animal Behavior, 1912, 2, 332—352.
Young J. Z. The life of the vertebrates. Oxford: Oxford University Press, 1950.
Young J. Z. Learning and discrimination in the octopus. Biological Reviews, 1961, **36**, 32—96.
Zajonc R. B. Social facilitation. Science, 1965, **149**, 269—274.
Zajonc R. B. Animal social psychology: A reader of experimental studies. New York: Wiley, 1969.
Zajonc R. B., Heingarten A., Herman E. M. Social enhancement and impairment of performance in the cockroach. Journal of Personality and Social Psychology, 1969, **13**, 83—92.
Zarrow M. X., Gandelman R., Deneberg V. H. Prolactin: Is it an essential hormone for maternal behavior in the mammal? Hormones and Behavior, 1972, **2**, 343—354.
Zeigler H. P. Feeding behavior of the pigeon. Advances in the study of Behavior, 1976, 7, 285—389.

Zemlan F. P., Ward I. L., Crowley W. R., Margules D. L. Activation of lordotic responding in female rats by suppression of serotonergic activity. Science, 1973, **179**, 1010—1011.

Zener K. The significance of behavior accompanying conditioned salivary secretion for theories of the conditioned response. American Journal of Psychology, 1937, **50**, 384—403.

Zepelin H., Rechtschaffen A. Mammalian sleep, longevity and energy metabolism. Brain, Behavior and Evolution, 1974, **10**, 425—470.

Zigmond R. E., Nottebohm F., Pfaff D. W. Androgen-concentrating cells in the midbrain of a songbird. Science, 1973, **179**, 1005—1007.

Zimmerman R. R., Torrey C. C. Ontogeny of learning. In: A. M. Schrier, H. F. Harlow and F. Stollnitz (Eds.), Behavior of nonhuman primates: Modern research trends. Vol. 2, New York: Academic Press, 1965, pp. 405—447.

УКАЗАТЕЛЬ НАЗВАНИЙ ЖИВОТНЫХ

(Знак ~ означает, что последующее относится к данной группе животных в целом)

ТИП ECHINODERMATA

ТИП CHORDATA

Класс Chondrichthyes

Класс Osteichthyes

Класс Amphibia

Класс Reptilia

Класс Aves

Класс Mammalia

Отряд Marsupialia

Отряд Insectivora

Отряд Chiroptera

Отряд Edentata

Отряд Rodentia 213

Отряд Lagomorpha

Тупайи (классификация не ясна)

Отряд Primates

Отряд Cetacea

Отряд Carnivora

Отряд Pinnipedia

Отряд Proboscidea

Отряд Sirenia

Отряд Artiodactyla

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

ОГЛАВЛЕНИЕ

УВАЖАЕМЫЙ ЧИТАТЕЛЬ!

Ваши замечания о содержании книги, ее оформлении, качестве перевода и другие просим присылать по адресу:
129 820, Москва, И-110, ГСП
1-й Рижский пер., д. 2,
издательство «Мир»